# Vergleichende Untersuchungen an Jynginen und Picinen unter besonderer Berücksichtigung des Vorderhirns

---

**INAUGURALDISSERTATION**

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

**Klaus RUGE**

aus Hamburg

Mit 12 Textabbildungen und 9 Tafeln

1966

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1971

# Vergleichende Untersuchungen an Jynginen und Picinen unter besonderer Berücksichtigung des Vorderhirns

---

**INAUGURALDISSERTATION**

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

**Klaus RUGE**

aus Hamburg

Mit 12 Textabbildungen und 9 Tafeln

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1971

*Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. W. Stingelin und Dr. A. Portmann.*

*Basel, den 8. November 1966*

Prof. Dr. W. HABICHT
*Dekan*

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Separatabdruck aus Revue Suisse Zoologique
Bd. 78, Heft 1, Jahr 1971

## CURRICULUM VITAE

Ich, Klaus Ruge, wurde am 10. Mai 1933 als Sohn des Kaufmanns Richard Ruge und seiner Ehefrau Ottilie zu Hamburg, dem Wohnort meiner Eltern, geboren. Mein Vater verstarb 1946. Meine Staatsangehörigkeit ist deutsch.

Die Grundschule, sowie die Wissenschaftliche Oberschule besuchte ich aus kriegsbedingten Umständen an verschiedenen Orten. 1954 erwarb ich das Maturitätszeugnis am Abendgymnasium der Freien Hansestadt Hamburg.

Von 1954 bis 1956 belegte ich Vorlesungen an der Universität Hamburg. 1956 und 1957 bis 1958 studierte ich in Bern. Nach einem weiteren Jahr Studium in Hamburg begann ich 1960 eine Dissertation in Basel unter Leitung von Herrn Professor Portmann.

Während meines Studiums hörte ich im wesentlichen Vorlesungen folgender Herren:

Prof. Behrendt, Prof. Buser, Prof. Feitknecht, Prof. Flitner, Prof. Geiger-Huber, Prof. Huber (Chemie), Prof. Huber (Pädagogik), Prof. Jaspers, Prof. Caspers, Prof. Kosswig, Prof. Loewel, Prof. Mevius, Prof. Meyer-Holzapfel, Prof. Nüesch, Prof. Portmann, Prof. Remy, Prof. Rossmann, Prof. Schenkel, Prof. Schmid, Prof. Söding, Prof. Stingelin, Prof. Welten, Prof. Wenke, Prof. Zoller, Prof. Zullinger.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546021_0146

# Vergleichende Untersuchungen an Jynginen und Picinen unter besonderer Berücksichtigung des Vorderhirns

von

**Klaus RUGE**
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 12 Abbildungen und 53 Figuren

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung . . . . . 136
2. Literatur . . . . . 139
3. Methode . . . . . 140
4. Makroskopischer Vergleich von Spechthirnen mit dem Gehirn vom Wendehals . . . . . 141
5. Histologischer Vergleich . . . . . 145
5.1. *Die histologische Gliederung des Piciden-Gehirns* . . . . . 145
5.2. *Besondere histologische Differenzierungen* . . . . . 150
5.2.1. Das Problem der Hippocampus-Region . . . . . 150
*a)* Die Ausdehnung der Hippocampus-Region . . . . . 150
*b)* Die zonale Gliederung der Hippocampus-Region . . . . . 152
*c)* Pyramiden-Zellen . . . . . 155
*d)* Diskussion des Hippocampus-Problems . . . . . 156
5.2.2. Zur Frage des Nucleus intercalatus . . . . . 158
5.2.3. Corticale Regionen . . . . . 159
*a)* Corticoid-Saum . . . . . 159

*b)* praepyriformes Corticoid-Lager . . . . . 160
*c)* periamygdalares Corticoid-Lager . . . . . 160
5.3. *Formwertanalyse* . . . . . 161
6. Das Piciden-Gehirn am Schlüpftag . . . . . 166
7. Zusammenfassung — Summary . . . . . 168/171
8. Literatur . . . . . 173

## 1. EINLEITUNG

An der Zoologischen Anstalt Basel wurde das Problem der Rangordnung in den letzten Jahren immer wieder bearbeitet. Es wurden Wege gesucht, die Mannigfaltigkeit des tierischen Lebens und Werdens zu ordnen.

Lange Zeit schon ist bekannt, dass im System hochstehende Tiere ein stark differenziertes wohlentwickeltes Gehirn aufweisen. Versuche lehrten, dass beim Vogel die Steuerung des Balzverhaltens und des sozialen Verhaltens vom Vorderhirn geleistet wird. Die Vielfalt der nervösen Organisation ist in der qualitativen und quantitativen Hirnausbildung ausgeprägt.

Diese Erkenntnis veranlasste verschiedene Autoren zu dem Versuch, die Gehirnausbildung quantitativ zu erfassen. Die kritische Auseinandersetzung mit älteren Methoden der Indexbestimmung — besonders mit dem Verfahren von Dubois — lenkten Portmann auf neue Wege. Seit 1946 arbeitet er an der Aufstellung von intracerebralen Indices. Die Fragen dieses Arbeitsgebiets hat Portmann in *Cerebralisation und Ontogenese* (1962) umfassend behandelt.

Portmann geht von der Vorstellung aus, Teile des Gehirns, die höhere Funktionen leisten (Grosshirn, Kleinhirn, Mittelhirn zu einem Gehirnteil mit elementaren Strukturen in Beziehung zu setzen. Dieser elementare Hirnteil wurde im Stammrest gefunden. (Den Stammrest erhält man, wenn man Hemisphären, Cerebellum und die Lobi optici vom Gesamthirn ablöst.) Wählt man als höhere Integrationsorte Gross-, Klein- und Mittelhirn, so hat man zugleich Gebiete, die morphologisch leicht zu erfassen sind.

Stammrestgewicht und Körpergewicht stehen in einem gruppentypischen Verhältnis. Untersuchungen an vielen Tieren zeigten, dass auch der Stammrest selbst evoluiert. Vermehrt das Vorderhirn zum Beispiel seine Masse, drückt sich das auch in einer Vergrösserung des Hirnstamms aus. Die Ausdehnung der Kerngebiete und Leitungsbahnen im Stammhirn nimmt zu.

Um jedoch die intracerebralen Indices als allgemeinen Ausdruck der Differenzierungshöhe verwenden zu können, suchte Portmann nach einer Masseinheit, die möglichst wenig von den höheren Integrationsorten beeinflusst würde. Als Masseinheit diente der Stammrest jener Vogelgruppe, die den kleinsten Stammrest im Verhältnis zum Körpergewicht aufweist.

Innerhalb der Vogelordnungen entspricht das Verhältnis Körpergewicht zu Stammrestgewicht einer Exponentialfunktion. Tragen wir das Verhältnis log — Körpergewicht zu log — Stammhirngewicht in ein Koordinatensystem, so erhalten wir eine mehr oder weniger stark ansteigende Gerade. Den geringsten Anstieg zeigt die Gerade der Hühnervögel. Bei den Hühnervögeln begegnet uns demnach die geringste Stammrest-Evolution.

PORTMANN erhielt seine Indexzahlen, indem er die höher integrierten Hirnteile irgendeines Vogels mit dem Stammrest eines gleich grossen Hühnervogels verglich. Den Stammrestwert der Hühnervögel nannte er Grundzahl (chiffre basal PORTMANN, 1946). Natürlich mag es bei fossilen Formen niedrigere Grundzahlen gegeben haben, als wir sie bei den rezenten Hühnervögeln finden. Doch spricht das nicht gegen die Methode von PORTMANN, die ja nur Möglichkeiten des Vergleichs schaffen will. Mit Hilfe der logarithmischen Geraden lassen sich auch für Körpergrössen bzw. für Körpergewichte von Hühnervögeln, die es tatsächlich nicht gibt, hypothetische Grundzahlen errechnen. Das gibt uns die Möglichkeit für jede Vogelart — ganz gleich, wie schwer sie sein mag — die entsprechende Grundzahl zu bestimmen.

Die vorliegende Arbeit hat diese Indexzahlen von PORTMANN zur Grundlage. Vergleichen wir nämlich die intracerebralen Indices innerhalb der Familie der *Picidae*, erstaunt uns der gewaltige Sprung im Hemisphärenindex von den Jynginen zu den Picinen.

| Familie: *Picidae* | Körpergewicht in g | Grundzahl | Stammrest | Lobus opticus | Cerebellum | Hemisphären | Zahl der analysierten Tiere |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| U. Fam. *Jynginae :* | | | | | | | |
| *Jynx torquilla* L. . . . | 37 | 0,107 | 1,21 | 0,82 | 0,86 | 4,625 | 4 |
| U. Fam. *Picinae :* | | | | | | | |
| *Dendrocopos medius* L. . | 58 | 0,135 | 1,56 | 1,04 | 1,63 | 11,04 | 1 |
| *Dendrocopos major* L. . | 80 | 0,159 | 1,85 | 1,04 | 1,76 | 12,35 | 7 |
| *Picus canus* Gm. . . . | 122 | 0,199 | 1,53 | 1,21 | 1,76 | 12,91 | 2 |
| *Picus viridis* L. . . . . | 200 | 0,257 | 1,87 | 1,03 | 1,63 | 12,53 | 3 |
| *Dryocopus martius* L. . | 300 | 0,318 | 2,48 | 1,26 | 2,00 | 19,35 | 1 |

Der Wendehals (*Jynx torquilla* L.) hat einen Hemisphärenindex von nur 4,6, der Grosse Buntspecht (*Dendrocopos major* L.) weist einen Index von 12,4 auf. Diese eindrückliche Vergrösserung der Hemisphären fordert zum cytoarchitektonischen Studium auf. Der Index erfasst ja das Hirn als Gesamtheit. Die einzelnen striatalen Anteile sind in ihrer evolutiven Wertigkeit durchaus nicht gleich. Und dort, wo die Massenentwicklung so unterschiedlich ist, kann man (eindeutige) evolutive Merkmale vermuten.

Die Erforschung des Hirnaufbaus ist indessen nur eine Möglichkeit, den Rang einer Tierart zu ergründen. Ich will deshalb versuchen, auch von anderer Seite diese Frage zu betrachten. Bei meinen Untersuchungen fiel mir zum Beispiel

die extrem kurze Brutzeit beim Buntspecht auf. Auf den folgenden Seiten wird der Grosse Buntspecht — *Dendrocopos major* L. — kurz als Buntspecht bezeichnet. Damit ergab sich die Frage: wird der Buntspecht noch unreifer geboren als andere hoch evoluierte Vögel oder verläuft seine Embryonalentwicklung besonders rasch?

Zweifellos gibt es eine Parallele zwischen Hirnausbildung und Verhalten. Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Wulst sind beim Vogel jene Gebiete, die alle höheren Leistungen steuern. Zwar fehlt bis heute jede Grundlage, Verhaltensmerkmale histologisch zu erfassen. Auch ist es nicht gelungen, einem Ausdruck des Verhaltens eine Messzahl zuzuordnen. Doch lassen sich bei verschieden evoluierten Tieren derselben Gruppe verschiedene Grade der Differenzierung beim gleichen Verhaltensmerkmal feststellen. Auf die Bedeutung der Verhaltensforschung bei taxonomischen Fragen hat LORENZ (1935) hingewiesen.

Bei meinen Arbeiten habe ich versucht, auch den Verhaltensvergleich bei der Beurteilung der Ranghöhe einzubeziehen. Allerdings kann die Verhaltensanalyse noch nicht die gleiche Klarheit erreichen, wie sie bei bekannteren Arten erzielt wird. Die Studie über den Verhaltensvergleich von Picinen und Jynginen, eine kurze Abhandlung über den Vergleich der Ontogenese, sowie eine ethologische und brutbiologische Arbeit über den Wendehals werden im Ornithologischen Beobachter veröffentlicht.

Die vorliegende Arbeit ist unter Leitung von Herrn Professor Adolf Portmann entstanden. Ihm verdanke ich die Anregung, mich mit dem Rangordnungsproblem bei Spechten und Wendehälsen zu befassen. Vor allem aber danke ich Herrn Professor Portmann für die vielfältigen Anregungen, die mir während meiner Arbeit an der Zoologischen Anstalt Basel durch ihn zuteil wurden. Ferner gilt mein Dank Herrn Professor Stingelin für seine stete Bereitschaft zur Diskussion.

Das Kreisforstamt Segeberg erlaubte mir, meine Untersuchungen im Segeberger Forst durchzuführen, bei denen mir besonders Herr Rüge wertvolle Hinweise gab. Dank der Gastfreundschaft von Herrn Doktor Lukas Hoffmann, Camargue, hatte ich die Möglichkeit, Wendehalsmaterial zu sammeln. Die Vogelwarte Sempach und der Zoologische Garten Basel stellten mir verletzte Spechte zur Verfügung.

Ganz besonders bin ich Herrn Doktor Claus König und seinem Mitarbeiter Karl Schwammberger von der Staatlichen Vogelschutzwarte für Baden-Württemberg für viele Hilfen und Angaben verpflichtet. An Doktor Königs Institut habe ich einige Monate lang eingehende Untersuchungen an Wendehälsen durchführen können. Herrn Professor Werner Stingelin danke ich für die Einwilligung, Abbildungen aus seinen Arbeiten verwerten zu dürfen.

## 2. LITERATUR

Da in den Arbeiten von STINGELIN (1956, 1958) die wesentliche Literatur über das Vogelhirn aufgeführt wird, kann ich darauf verzichten, sie hier aufzuzählen. Besonders die Publikationen über das Vogelvorderhirn hat STINGELIN ausführlich diskutiert.

Für die Abklärung der topographischen Verhältnisse in den striatalen Gebieten war mir die Arbeit von HUBER und CROSBY (1929) über das Sperlingshirn wichtig. In der Nomenklatur habe ich mich nach KAPPERS, HUBER, CROSBY (1960) gerichtet.

Die zahlreichen Arbeiten von CRAIGIE und HORNE aus den Jahren 1930-1940 über die Ausbildung corticaler Gebiete und die Arbeit von DURWARD (1932) über das Kiwigehirn interessierten mich vor allem wegen der starken Ausprägung des Hippocampusgebiets bei den Piciden.

Ausser einer Arbeit von DENNLER (1919) sind mir keine Untersuchungen bekannt, die sich speziell mit Spechten befassen. DENNLER hat die äussere Morphologie von Specht- und Wendehalsgehirnen untersucht. Auf Grund seiner Befunde glaubt er folgern zu müssen, dass die Einordnung der Jynginen unter die Piciden vom hirnanatomischen Standpunkt aus nicht gerechtfertigt ist.

1921 publizierte DENNLER eine vergleichende Arbeit, in der er den Sagittalwulst an einer Reihe von Vögeln, u.a. auch um Grünspecht, untersucht. Nach der ausseren Gestalt stellt DENNLER den Wendenals zum Lariden-Typ.

Schon BUMM veröffentlichte 1883 Hirnindexwerte, die auffällige Unterschiede der Cerebralisation bei den Vögeln aufdeckten. Der Wendehals wird in seiner Arbeit nicht erwähnt. Doch finden sich im Anhang einige Sagittalschnitte durch das Gehirn vom Mittelspecht (*Dendrocopos medius* L.) abgebildet.

Im Material KÜENZIS, der die äussere Morphologie des Vogelhirns bearbeitet hat, war auch der Grünspecht vertreten.

CRAIGIE (1940) gibt eine kurze Beschreibung der medianen Ventrikelwand von Downy Woodpecker = Dunenspecht (*Dendrocopos pubescens*). Leider findet sich bei ihm keine Abbildung des Spechthirns.

Die Angaben über Spechthirne sind also nur spärlich und bis auf eine Ausnahme werden Befunde an Spechthirnen nur nebenbei erwähnt.

Biometrische Arbeiten über Spechte und Wendehälse wurden bereits in den Jahren um 1940 in Zusammenarbeit mit der Zoologischen Anstalt Basel publiziert (BUSSMANN 1946, SUTTER 1941; 1943). SUTTER hat auch schon Unterschiede im Wachstum herausgestellt und brutbiologische Daten von Spechten und Wendehälsen verglichen.

## 3. METHODIK

Für den Vergleich der äusseren Form verwertete ich einmal jene Hirne, die später zu Schnittpräparaten verarbeitet wurden. Ausserdem standen mir einige Hirne aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel zur Verfügung. Schliesslich waren für den Vergleich der äusseren Morphologie auch noch jene Hirne zu verwerten, die nicht frisch fixiert werden konnten. Für histologische Schnitte wurden ausschliesslich frische Hirne gebraucht (Toleranz höchstens 2 Stunden).

Folgende Arten habe ich untersucht:

| | |
|---|---|
| Wendehals | *Jynx torquilla* L. |
| Grosser Buntspecht | *Dendrocopos major* L. |
| Grünspecht | *Picus viridis* L. (makroskopisch) |
| Grauspecht | *Picus canus* Gm. |
| Schwarzspecht | *Dryocopus martius* L. (nur makroskopisch) |

Die Liste gibt Aufschluss über Fundort und Alter der verwendeten Tiere.

Liste der für den histologischen Vergleich verwendeten Tiere.

Grosser Buntspecht (*Dendrocopos major* L.)

| Bezeichnung | getötet | Alter | Fangort | Fixierung | Schnittrichtung |
|---|---|---|---|---|---|
| BuD | 9. 6.64 | iuv. | Ludwigsburg | Bouin | quer |
| BuE | 31. 7.64 | iuv. | Ludwigsburg | Bouin | längs |
| BuF | 15.12.64 | ? | Ludwigsburg | Bouin | längs |
| GB I | | Schlüpftag im Ei | Wahlstedt | Bouin | quer |
| GB II | | frisch geschlüpft | Wahlstedt | Bouin | quer |

Grauspecht (*Picus canus* Gm.)

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| AC | 29. 6.65 | iuv. | Endingen (AG) | Bouin | längs |

Wendehals (*Jynx torquilla* L.)

| Bezeichnung | getötet | Alter | Fangort | Fixierung | Schnittrichtung |
|---|---|---|---|---|---|
| WA | 14. 9.62 | ? | Tour du Valat | Bouin | längs |
| WB | 14. 9.62 | ? | Tour du Valat | Bouin | quer |
| WC | 3.64 | ad. | Ludwigsburg | Bouin | längs |
| WE | 22. 9.62 | ? | Tour du Valat | Bouin | längs |
| WF | 8. 7.64 | ad. | Basel | Bouin-Dub. | quer |
| WG | 25.11.63 | iuv. | Ludwigsburg | Bouin | längs |
| WH | 18. 4.64 | ad. | Basel | Bouin | längs |
| WI | | Schlüpftag | Basel | Bouin | quer |

Fixiert habe ich meistens in wässrigem Bouin. Einige Gehirne wurden auch in Formol oder nach einer der Methoden von Bodian fixiert.

Bodian'sche Fixierung: 90 ml Alkohol 80%; 5 ml Formol 40%; 5 ml Eisessig. Zunächst wurden die Präparate in Alkohol steigender Konzentration gebadet, dann in Methylbenzoat und Benzol kurze Zeit aufbewahrt und schliesslich in Paraffin eingebettet. Da sich die so behandelten Spechthirne nicht gut schneiden liessen, wählte ich einen anderen Weg. Entwässerte ich die Gehirne über Tetrahydrofuran statt in Methylbenzoat und Benzol, erhielt ich gut schneidbare Präparate.

Wenn es die Objekte zuliessen, habe ich 10—15 *ù* dick geschnitten. Gefärbt wurde überwiegend mit Kresyl-Violett (Kresylviolettfärbung nach PISCHINGER/ROMEIS 1748, modif. nach STINGELIN) oder kombiniert Luxol-Kresyl-Violett. Einige Schnitte wurden zur Darstellung der Neurofibrillen nach BODIAN mit Albumosesilber behandelt. Das embryonale und postembryonale Specht-Material wurde ausschliesslich mit Luxol-Kresyl-Violett gefärbt.

Entwässerung von Vogelhirnen bis zur Grünspechtgrösse

Die Bouin-fixierten Gehirne habe ich in Alkohol aufbewahrt.

| | |
|---|---|
| 1. Tag | nachts Tetrahydrofuran I |
| 2. Tag | morgens THF II<br>mittags THF III<br>nachts THF IV |
| 3. Tag | THF/Paraffin 42 im Verhältnis 1:1 bei 45° C |
| 4. Tag | morgens Paraffin 42<br>mittags Paraffin 52<br>abends Paraffin 58 |
| 5. Tag | Einbettung |

Die Paraffin-Zeiten können ohne Nachteil verlängert werden. Bei grösseren Hirnen empfiehlt sich das allgemein.

## 4. MAKROSKOPISCHER VERGLEICH VON SPECHTHIRNEN MIT DEM GEHIRN VOM WENDEHALS

Die Beschreibung der äusseren Form ist weniger ergiebig als die histologische Analyse der Gehirnschnitte. Ich konnte feststellen, dass die Art der Fixierung und wohl auch der Zustand der Gehirne mit darüber entscheiden, ob Furchen gut erkennbar sind oder nicht. Das betrifft natürlich vor allem wenig ausgeprägte Strukturen. Vermutlich schrumpfen die einzelnen striatalen Gebiete in den unterschiedlichen Fixierungsflüssigkeiten verschieden stark.

*Spechttyp*, ventral: (Abb. 1)

In der basalen Ansicht wirkt das Schwarzspechthirn wie ein dem Quadrat angenähertes Trapez. Auch die Umrisse von Grün- und Grauspecht entsprechen diesem Typ, der Grünspecht mehr, der Grauspecht weniger. Der basale Umriss

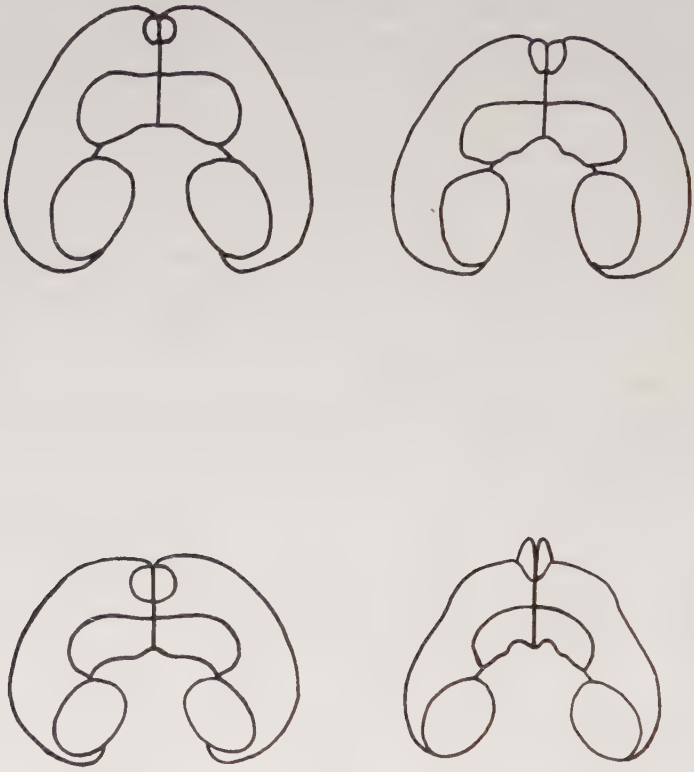

Abb. 1
Gehirne in ventraler Ansicht
oben: *Picus viridis*, *Picus canus*
unten: *Dendrocopos major*, *Jynx torquilla*

vom Buntspecht wirkt mehr herzförmig. Diese Unterschiede im Umriss werden durch die verschieden starke Ausbildung der temporalen Vorwölbung bewirkt. Beim Schwarzspecht überragt die temporale Vorwölbung die rostrale Vorwölbung lateral nur schwach. Beim Buntspecht ist die temporale Vorwölbung stark ausgeprägt. Auf der Basisfläche ist beim Schwarzspecht eine flache Grube ausgehöhlt (Augengrube). Bei Grün-, Grau- und Buntspecht ist diese Grube etwas tiefer. Zwischen rostraler und temporaler Vorwölbung bindet sich beim Grauspecht eine flache Delle, die *Fissura Sylvii*.

Die Medianfurche – sie trennt die beiden Hemisphären — ist bei den Spechten ziemlich tief.

Bei den untersuchten Spechten ist die Fissura ventralis (EDINGER: *Fissura limbica externa*) gut erkennbar. Doch ist sie nur in ihrem mittleren Teil etwas vertieft. Diese Fissur läuft vom Zwischenhirn aus zunächst ein kleines Stück latero-rostral; dann biegt sie nach medial um. An der Umbiegungsstelle trifft sie auf eine Markfaserung (Brachium, lat. Vorderhirnbündel), die dem Verlauf der Fissura ventralis nach rostral folgt. Kurz vor dem gut ausgebildeten Bulbus olfactorius sind Fissur und Markfaserung nicht mehr zu erkennen. Bei den übrigen Spechten finden sich grundsätzlich gleiche Verhältnisse. Bei den Spechten ragt der Occipitalpol in der ventralen Ansicht caudal noch unter den Lobi optici heraus. Die Stellung der Lobi optici zur Längsachse erscheint beim Schwarzspecht am steilsten.

*Wendehals*, ventral:

Der basale Umriss vom Wendehalshirn wirkt herzförmig und ist jenem vom Buntspecht am ähnlichsten. Der Rostralpol lädt weit nach vorn aus. Die Augengrube ist beim Wendehals wesentlich tiefer als bei den Spechten. Besonders auffällig ist das bei formolfixierten Präparaten zu sehen. Zwischen Rostral- und Temporalpol sehen wir eine flache Delle (*Fossa praetemporalis*, DENNLER, 1919), ähnlich wie beim Grauspecht. Im Gegensatz zu den Spechten ist die Medianfurche beim Wendehals flach, die Hemisphären klaffen weniger auseinander. Ebenso ist die Fissura ventralis beim Wendehals kaum vertieft. Im ganzen gesehen wirkt das Wendehals-Grosshirn weit weniger skulpturiert. Schwache Skulpturierung der Hemisphären ist ein Merkmal indexniedriger Formen (STINGELIN, 1958).

Das Basalfeld steigt gegen sein Zentrum an. Die Markfaserung liegt der Fissura ventralis nicht unmittelbar an, sondern läuft etwas lateral parallel zu ihr. Sie ist übrigens nur am formolfixierten Gehirn gut zu erkennen. Die Lobi optici überragen den Hemisphärenrand caudal.

*Spechttyp*, dorsal: (Abb. 2)

In der dorsalen Ansicht wirken die Gehirne von Schwarz-, Grau- und Grünspecht länglicher als das Hirn vom Buntspecht. Das Buntspechthirn erscheint kürzer, so als wäre es durch Druck von vorn gestaucht worden. Es sieht so aus, als wäre das ganze Hirn dadurch aufgewölbt. Es ist viel stärker skulpturiert als die Gehirne der anderen Spechte.

Der paarige Bulbus olfactorius ist von dorsal nicht zu sehen. Der Wulst ist breit. Er reicht bis an den caudalen Hemisphärenrand. Die Vallecula ist nur im rostralen Teil deutlich vertieft. Rostral hebt sich der Wulst als starke Wölbung

vom Stirnhirn ab. Der Occipitalpol ist stark ausgeprägt. Das Kleinhirn schiebt sich zwischen die caudalen Hemisphärenbereiche.

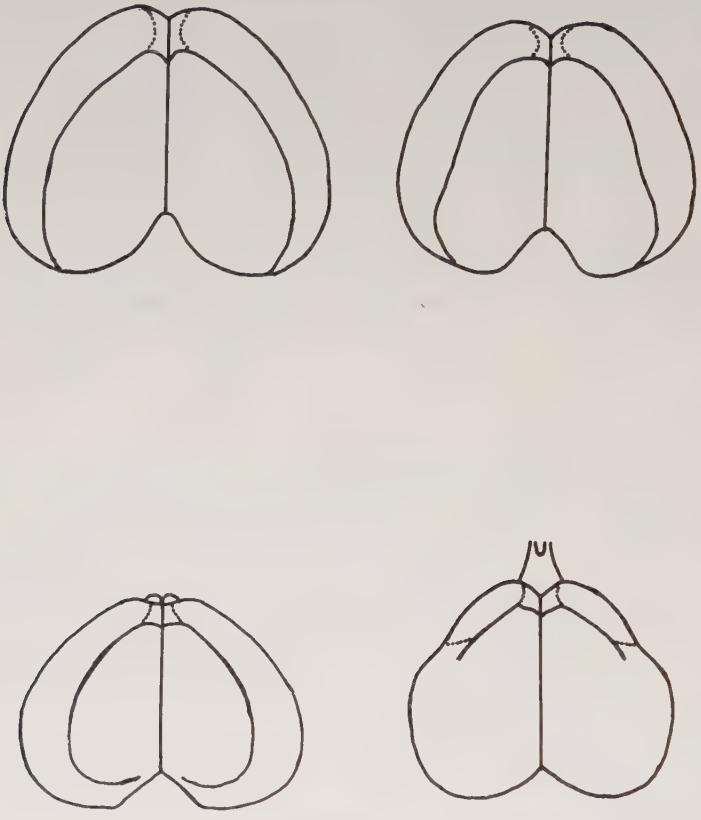

Abb. 2
Gehirne in dorsaler Ansicht
oben: *Picus viridis*, *Picus canus*
unten: *Dendrocopos major*, *Jynx torquilla*

*Wendehalstyp*, dorsal:

Das Wendehalshirn wirkt in dorsaler Ansicht herzförmig. Die Hemisphären machen einen ausgesprochen flachen Eindruck. Beim Wendehals sind die Bulbi olfactori auch von oben her gut sichtbar. Die Grösse des Bulbus olfactorius bei verschiedenen Individuen variiert beträchtlich (Abb. 3). Der Wulst ist schmaler als bei den Spechten, doch reicht er auch beim Wendehals bis zur Kleinhirneinbuchtung.

Im Gegensatz zu den Spechten ist die Vallecula kaum ausgeprägt. Die temporale Vorwölbung erscheint auch bei der Betrachtung von dorsal stark betont.

Die rostrale Vorwölbung ist deutlich abgesetzt. Sie wirkt flach und scharfkantig. Zwischen Frontalpol und Temporalpol ist die Fossa praetemporalis DENNLER zu sehen. Der Occipitalpol verdeckt die caudalen Bereiche der Lobi optici nicht; er ist weniger mächtig als bei den betrachteten Spechten.

Das Kleinhirn wird nur wenig von den Hemisphären eingefasst. Im Bau des Kleinhirns unterscheiden sich Spechte von Wendehälsen deutlich. Beim Wendehals ist ein distaler Ast weniger als bei den Spechten (BRANDIS 1896). BRANDIS weist den Spechten auf Grund seiner Untersuchungen am Kleinhirn einen höheren Rang zu als den Wendehälsen.

Spechte zeigen stärkere Skulpturierung sowohl im basalen als auch im dorsalen Aspekt. Ventral ist zum Beispiel die Fissura ventralis stärker vertieft, dorsal fällt die mächtige Wulstentwicklung auf.

Das Wendehalsgehirn dagegen ist flacher, gestreckter, so wie wir es von niedrig cerebralisierten Vogelformen kennen. Schon die Betrachtung der äusseren Morphologie des Grosshirns lässt vermuten, dass wir es bei den Spechten mit der höher evoluierten Gruppe zu tun haben.

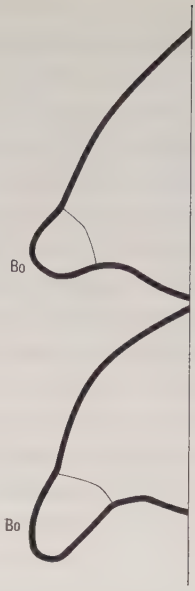


ABB. 3
Verschiedene Bulbusausprägung beim Wendehals. Ob Präparation oder Fixierung die verschiedene Ausprägung bewirkt haben, liess sich nicht nachprüfen. Beide Gehirne wurden in Bouin fixiert.

## 5. HISTOLOGISCHER VERGLEICH

### 5.1. DIE HISTOLOGISCHE GLIEDERUNG DES PICIDEN-GEHIRNS

Schärfer als im makroskopischen Formvergleich lassen sich die Unterschiede und Gemeinsamkeiten der Grosshirn-Hemisphären von Picinen und Jynginen im histologischen Schnitt erfassen. Als Vertreter der Picinen wählte ich den Grossen Buntspecht, *Dendrocopos major* L. = Bu. Aus der Unterfamilie der Jynginen untersuchte ich die einheimische Art *Jynx torquilla* L., den Wendehals = W.

Um den Typus des Vogelhirns zu vergegenwärtigen, bringe ich einen Längsschnitt durch das Grosshirn des Haussperlings, Passer domesticus, Taf. I, Fig. 2.

Wulst, Hyperstriatum ventrale und Neostriatum sind gut entwickelt. Der Ventrikel liegt nahe der Hemisphärenwand. Caudal schliesst sich an den Ventrikel nur eine schmale Hippocampusregion.

Betrachtet man dagegen einen entsprechenden Längsschnitt vom Wendehals unmittelbar in der Nähe der medianen Hemisphärengrenze, Taf. I, Fig. 1 (WH 69),

ist man überrascht, dass der Ventrikel im Gegensatz zum Bild beim Sperlingshirn im Zentrum des Schnitts liegt.

Die Lamina frontalis suprema erstreckt sich von der dorsalen Ventrikelkante bis zur Vallecula. Dorso-caudal liegt der Wulst noch eine Strecke lang dem Ventrikel an. Das Hyperstriatum dorsale ist eine schmale Lamelle. Das Hyperstriatum ventrale ist frontal ziemlich breit. Das Neostriatum ist besonders caudal viel schwächer ausgebildet als beim Specht (Taf. I, Fig. 3). Der frontale und caudale Abschnitt sind durch eine schmale Brücke verbunden. Der Bulbus olfactorius ist stark ausgeprägt. Er ist massiv. Bei der Serie WG ist er viel länger als bei der Reihe WH (Vergleich: WH 76 und WG 34 — beide Schnitte liegen nahe der medianen Hemisphärenwand.) Mein Material ist nicht umfangreich genug, um abzuklären, ob es sich dabei um individuelle Unterschiede oder Einflüsse der Präparation beziehungsweise der Fixierung handelt.

Von der Hemisphäre ist der Bulbus olfactorius dorsal und ventral durch eine sanfte Delle abgesetzt. Mächtig entwickelt sind die archipallialen Anteile des caudalen Hemisphärenbereichs: An die „intercalated cells" — dorsal vom Ventrikel — schliesst sich der Parahippocampus an. Nach ventral folgt der eigentliche Hippocampus. Das Primordium Johnstoni ist durch eine kernfreie Zone vom Hippocampus getrennt.

In dem entsprechenden Schnitt durch die Buntspechthemisphäre (Fig. 3) liegt der Ventrikel viel weniger weit zentral. Der Wulst wirkt nicht viel mächtiger als beim Wendehals. Doch erscheint das ganze Gehirn stärker aufgewölbt. Auch beim Buntspecht erstreckt sich der Wulst von der dorsalen Ventrikelkante noch ein Stück nach caudal. Die Lamina-hyperstriatica verläuft von der Vallecula aus zunächst ein Stück nach caudo-ventral. Kurz hinter dem Bulbus biegt sie um und steigt steil nach dorsal. Dann führt sie in einem leichten Bogen nach caudo-dorsal. Dieser Verlauf der Lamina hyperstriatica bewirkt, dass das Hyperstriatum ventrale zapfenförmig in das Neostriatum hineinragt. Beim Buntspecht ist das Neostriatum weit mächtiger ausgebildet als beim Wendehals. Das Palaeostriatum zeigt bei Buntspecht und Wendehals auf diesen Schnitten etwa gleiche Ausbildung. Die archipallialen Bereiche sind zwar sehr stark ausgeprägt, jedoch viel geringer als beim Wendehals. Die Gliederungen der caudalen Hirnzonen entsprechen einander. Während der Wendehals-Ventrikel einen Bogen beschreibt, weist der Ventrikel beim Buntspecht deutlich zwei Schenkel auf. Eine ungewöhnlich tiefe Furche setzt den Bulbus von der Hemisphäre ab. Die tiefe Trennfurche beschreibt auch CRAIGIE (1940) für *Dendrocopos pubescens* (Downy woodpecker). Der Bulbus hat wie beim Wendehals keinen Ventrikel.

Auf einem Schnitt durch das Wendehalsgehirn weiter lateral Taf. II, Fig. 4 (WH 65) macht der Ventrikel — wie ich schon anführte — einen leichten Bogen nach caudal. Die striatalen Gebiete wirken mehr aufgetürmt als beim Specht. Vor allem das Palaeostriatum ist höher als lang.

Fig. 6 (WH 61) stellt einen Schnitt etwas weiter lateral als Fig. 1 (WH 69) dar. Die dorsale Ventrikelkante weist nach caudal. Caudal finden wir wieder die stark ausgebildete archipalliale Region. Die „intercalated cells" der Lamina suprema sind jetzt deutlich zu erkennen. Ein ovaler bis runder Kernkomplex (kleinzellig) unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante gehört zweifellos zu dieser Zellgruppe. Ich will ihn *Nucleus der intercalated cells* nennen (N.i.c.). Das Hyperstriatum dorsale ist jetzt mächtiger. Die anderen striatalen Felder haben sich kaum verändert. Der Bulbus ist nicht mehr auf den Schnitten zu sehen. Beim etwa entsprechenden Buntspechtschnitt Taf. II, Fig. 7 (BuE 87) sind intercalated cells und Hyperstriatum dorsale jetzt gut ausgeprägt. Das Hyperstriatum ventrale und das Neostriatum nehmen einen grossen Raum ein. Das Palaeostriatum erscheint beim Buntspecht gestreckter als beim Wendehals.

Bei den folgenden Skizzen von Längsschnitten stehen jeweils eine Buntspecht und eine Wendehalsgehirn-Skizze aus etwa entsprechenden Gebieten nebeneinander. Da die Skizzen viel einprägsamer sind als ein Text, verzichte ich auf die Beschreibung der einzelnen Felder und Grenzlinien.

Auf den Figuren 8 und 9 ist im Frontalpol der Hemisphären deutlich ein Nucleus basalis zu erkennen. Er hebt sich durch dichte Zellagerung vom Neostriatum ab. Das Primordium Johnstoni wird auf diesen Schnitten nicht mehr getroffen. Auf den folgenden Schnitten erscheint zunächst das Archistriatum und dann das Ectostriatum. Der Verlauf der Lamina hyperstriatica ist bei Specht und Wendehals gleichsinnig.

In lateraleren Hemisphärenbereichen Taf. III, Fig. 12 u. 13 (WH 105, BuE 35) verschwinden allmählich die Wulstanteile: das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale.

*Querschnittserie*

Zur Einführung will ich den Längsschnitten noch zwei Querschnittserien durch Specht- und Wendehalshirne folgen lassen. Bei der Buntspechtserie ist die Vallecula gut zu erkennen. Beim Wendehals ist der Wulst weniger deutlich abgesetzt. (Auch scheint die WF-Serie durch die Fixierung etwas deformiert zu sein). Die Lamina hyperstriatica ist im lateralen Bereich sehr undeutlich. Sie ist fast nur an der Ausrichtung der Zellen zu erkennen. In Taf. IV, Fig. 22 u. 23 (WF 22 und BuD 67) sind ausser dem Archistriatum alle striatalen Regionen gut ausgebildet. Das Hippocampusgebiet im dorso-lateralen Bereich ist in dieser Schnittebene noch klein. Beim Wendehals nimmt es einige Schnitte weiter caudal zu. Auf Taf. V, Fig. 25 (WF 29) zeigt es schon die typische Gliederung in Hippocampus, Parahippocampus und Primordium Johnstoni. Der Schnitt führt gerade durch die Commissura anterior. Ein Schnitt durch das Buntspechthirn auf gleichem Niveau Fig. 24 (BuD 91) zeigt eine schwache Hippocampusausbildung. Das Archistriatum ist noch verhältnismässig kleiner als beim Wendehals. In caudaleren Bereichen

zeigen Specht und Wendehals eine gut ausgebildete Hippocampusregion: Fig. 26 und 27 (BuD 159 und WF 35). Noch weiter caudal ist nur noch der dorsale Teil der Hippocampusregion massenmässig stark ausgeprägt. Das Hyperstriatum dorsale verschwindet allmählich (Fig. 28 und 29/WF 45, BuD 191) und auch das Hyperstriatum accessorium nimmt ab. Die grösste Fläche nimmt das Neostriatum ein. Lateral vom verschwindenden Archistriatum ist das periamygdalare Corticoidlager ausgebildet (C).

Die Zellbezirke von Hyperstriatum dorsale und Hyperstriatum ventrale sind in Ventrikelnähe gut unterscheidbar. Weiter lateral ist die Grenze nicht mehr klar zu erkennen.

Die Begrenzung zur peripheren Corticoid-Schicht ist nicht abgesetzt. Das Hyperstriatum dorsale ist an seinen grossen, dunkel gefärbten Zellen gut auszumachen, auch in den frontalen Bereichen, wo das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale nicht mehr durch die intercalated cells getrennt sind. Die intercalated cells sind klein und rund.

Das Neostriatum von Buntspecht und Wendehals wirkt sehr homogen. Will man es dennoch in Neostriatum frontale, mediale und caudale gliedern, so gibt es dafür weniger histologische als topographische Gründe.

Um weitere Varianten des Picinenhirns kennenzulernen, untersuchte ich die Gattung *Picus*. Leider war nur eine Längsschnittserie eines iuvenilen Grauspechts (*Picus canus* Gm.) histologisch verwertbar.

An Schnitten nahe der Medianen, Taf. VI, Fig. 34 (AC 123 entspricht etwa Taf. I, Fig. 3) fällt auf, dass der Ventrikel weiter nach vorn reicht als beim Buntspecht. In meinen Präparaten hat der Ventrikel ein grosses Lumen. Die dorsale Ventrikelkante wird auf Schnitten weiter lateral deutlich zweizipfelig. Eingebettet zwischen die beiden Zipfel des Ventrikelhorns liegt der Nucleus der intercalated cells.

Vom ventralen Ast der dorsalen Ventrikelkante aus verläuft die Lamina superior bis zur gut erkennbaren Vallecula. Eine Lamina suprema konnte ich nicht feststellen. Es ist denkbar, dass diese Lamelle bei meinem recht jungen Vogel noch nicht voll entwickelt gewesen ist.

Ich konnte im deutlich abgesetzten Wulstgebiet erkennen, wie sich der Nucleus der intercalated cells nach frontal fortsetzte. Eine klare Grenze zwischen Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum dorsale habe ich nicht gefunden. Trotzdem war an der Zellfärbung, am Zellumriss und an der Zell-Lagerung auszumachen, dass der Wulst in Hyperstriatum accessorium und Hyperstriatum dorsale gegliedert ist.

Im Frontalpol ragt das Hyperstriatum ventrale spechttypisch wie ein Zapfen ins Neostriatum.

Wie beim Buntspecht ist die Hippocampusregion gut ausgeprägt. Auch beim Grauspecht finden wir die typische Hippocampusgliederung.

Der Parahippocampus ist nur undeutlich abgesetzt. Archistriatum und Ektostriatum scheinen schwach ausgebildet zu sein. Da eine Betrachtung der Zelltypen der striatalen Gebiete keinen Hinweis auf „höhere" Differenzierung gibt, will ich auf die Untersuchung des zellulären Aufbaus verzichten. ROSE (1914) schrieb, dass Zellen verschiedenster Gestalt im ganzen Vorderhirn gefunden werden können. Auch STINGELIN (1958) findet keine klare Beziehung von Zellgliederung zu Rangordnung. Einzig die Zellnesterbildung kann als evolutives Merkmal der intrageweblichen Differenzierung angesprochen werden. Bei evoluierten Verwandtschaftsgruppen kommt sie in guter Ausprägung vor.

Allgemein lässt sich zu der Picidenhemisphäre sagen, dass die Hirnbezirke beim Specht kleinzelliger sind als beim Wendehals. Im Hippocampusgebiet der Schnittserien BuE und BuF fand ich einen Zelltyp, den ich an anderen Buntspechthirnen nicht entdecken konnte.

In der Serie BuF war die Anordnung der Hippocampus-Zonen anders als bei den Serien BuE und BuD. Auch die Ausprägung der Corticoid-Lager scheint nicht einheitlich zu sein.

Die Grossgliederung der striatalen und corticalen Gebiete hingegen weist bei den untersuchten Hirnen keine auffälligen Abweichungen auf. Doch ist der Ventrikel bei BuF im Gegensatz zu den Schnittserien BuE und BuD nur ein schmaler Spalt.

BuE und BuD stammen von iuvenilen Tieren. BuF stammt von einem Buntspecht, der im Dezember gefangen wurde. Dieses Tier war also mindestens ½ Jahr alt. Ob das Alter für die verschiedene Ausprägung des Ventrikels entscheidend ist, weiss ich nicht. Auch kann ich keine Gründe für die unterschiedliche Gliederung des Hippocampus angeben; dazu ist mein Spechtmaterial zu begrenzt. Es ist möglich, dass zyklische Vorgänge auf die Zellformen im Hippocampus Einfluss haben. Doch wäre auch denkbar, dass die Zellformen von einer Erlebnissituation (z. B. „Stress") beeinflusst werden. Schliesslich müsste auch überprüft werden, ob nicht die Fixierung auf die zonale Ausprägung des Hippocampus Einfluss haben könnte. Doch habe ich versucht, alle Gehirne unter gleichen Bedingungen zu untersuchen.

Von quantitativen Veränderungen des Hirns berichten neuere Publikationen. So soll das Hirngewicht der Kohlmeise (*Parus major* L.) im Jahreszyklus um 20% vaiieren können (PORTMANN, Vorlesg.).

Dass in Gefangenschaft gepflegte Wildtiere im Verhältnis zu ihren Artgenossen erheblich weniger Hirnmasse aufbauen, ist schon längere Zeit bekannt (RÖHRS Vorlesg., 1959). Beim Fuchsgehirn kann der Verlust 22—30% des Gesamtgewichts ausmachen.

## 5.2. Besondere Histologische Differenzierungen

### 5.2.1. Das Problem der Hippocampus-Region

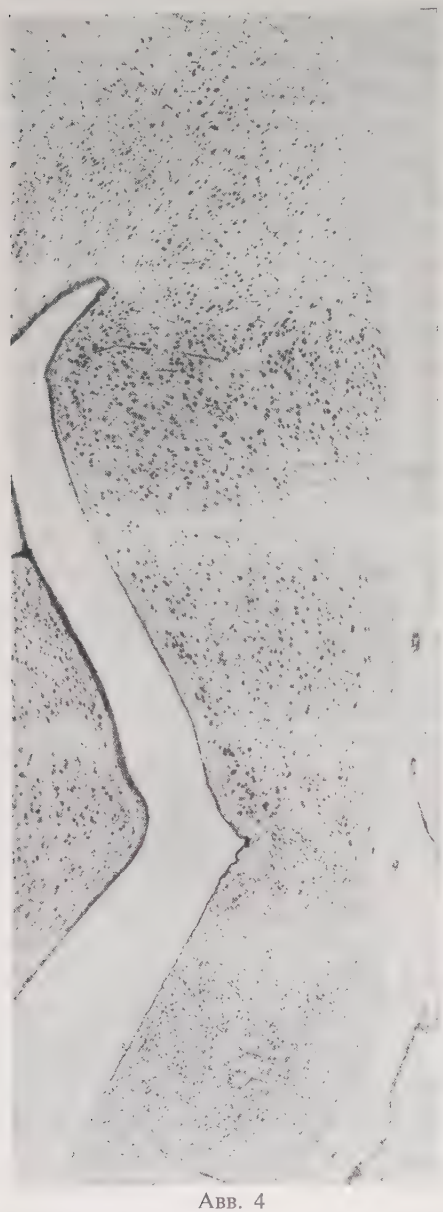

Abb. 4
Hippocampus-Region von *Dendrocopos major* (BuD 157)

a. *Die Ausdehnung der Hippocampus-Region*

Da die Hippocampus-Region bei den Spechten besonders gut ausgebildet ist, die Gliederung dieses Gebiets überdies bei den Vogelgruppen variiert (Craigie), müssen wir diese Zone genauer betrachten. Zur Hippocampus-Region zähle ich ausser dem eigentlichen Hippocampus den neopallialen Anteil der Hippocampus-Region, den Parahippocampus und das Primordium Johnstoni.

Betrachten wir zunächst Querschnitte, um die Ausdehnung der Hippocampusformation kennenzulernen. In rostralen Bezirken ist der Hippocampus noch ein relativ schmales Band medial vom Hyperstriatum und Ventrikel. Ventral vom Hippocampus wird der Ventrikel nur von einer schmalen—vom Tractus-septo-mesencephalicus durchzogenen—Lamelle begrenzt. Beim Wendehals sind auf der Höhe der Commissura anterior alle Gebiete der medialen Hemisphärenwand gut zu unterscheiden, Taf. V, Fig. 25 (WF 29). Beim Buntspecht finden wir die gleiche Ausprägung der medialen Hemisphärenwand erst ein Stück weiter caudal im Gebiet des Foramen Monroi (=*F. interventriculare*), Taf. V, Fig. 26 (BuD 159). Bei Spechten weist der Ventrikel an der Grenze Hippocampus Primordium Johnstoni eine tiefe Fissur auf, Taf. VIII,

Fig. 44. Beim Wendehals ist die homologe Furche wenig ausgeprägt, Fig. 43. Das Hippocampusgewebe ist gegen das Primordium Johnstoni (Fascia dentata-DURWARD) klar durch eine zellfreie Zone getrennt. Das Primordium Johnstoni besteht aus kleinen pyramidenförmigen Zellen.

Caudal vom Foramen Monroi verschwindet das Primordium Johnstoni allmählich. Die ventrale Fortsetzung des Hippocampus bildet dann beim Wendehals nur noch eine schmale Faserlamelle, die von kleinen runden Zellen durchsetzt ist, Taf. VI, Fig. 31 (WF 50). Beim Buntspecht bleibt eine Strecke weit ein Rest vom Primordium zwischen Hippocampus und Faserlamelle bestehen.

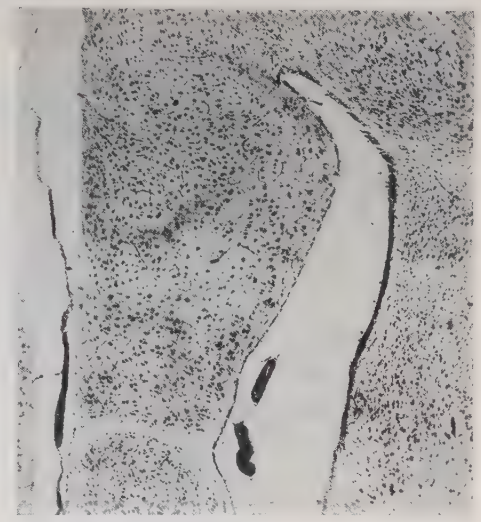

Abb. 5. Hippocampus-Region von *Jynx torquilla* (WF 35)

Vom Parahippocampus zum Hyperstriatum gibt es keine klare Grenzlinie. Doch heben sich die Zellen des Hyperstriatum accessorium—sie sind grösser als die vom Parahippocampus—gut ab. Der Nucleus der intercalated cells ist deutlich abgesetzt.

Auf den folgenden Schnitten breitet sich die Hippocampusformation nach lateral aus. Das Hyperstriatum weicht zurück. Der Anteil des Hippocampus am Hemisphärenquerschnitt nimmt zu (WF 55 und BuD 181; entspricht etwa Taf. V, Fig. 28 und Taf. VI, Fig. 33). Die Grenze zwischen Parahippocampus und Hippocampus läuft von der dorsalen Ventrikelkante aus schräg nach medio-dorsal. (Die Zonierung im Hippocampus erscheint caudal besser ausgeprägt als frontal).

Beim Buntspecht ist der Hippocampusanteil in den caudalsten Schnitten deutlich geringer als beim Wendehals. Auf Sagittal-Schnitten nahe der Medianen ist die Hippocampus-Region am eindrucksvollsten zu sehen, Taf. I, Fig. 1 u. 3 (WH 69, BuD 120). Die Gliederung in Parahippocampus, Hippocampus und Primordium Johnstoni ist gut erkennbar. Zwischen Primordium und Hippocampus finden wir den zellfreien Streifen.

Gegen lateral nimmt das Primordium Johnstoni rasch an Ausdehnung ab. Bald schliesst sich an den Hippocampus nur noch eine schmale Faserlamelle an, Taf. II, Fig. 5 u. 6 (BuE 103/WH 61). Hippocampus und Parahippocampus reichen noch ein gutes Stück weit nach lateral Taf. II, Fig. 8 u. 9 (BuE 79/WH 49).

Noch weiter lateral wird die Grenze zwischen diesen beiden Gebieten unscharf und schliesslich ist nur noch Hippocampusgewebe zu finden.

b. *Die zonale Gliederung der Hippocampus-Region*

In Abschnitt a habe ich die Hippocampus-Region als Ganzes behandelt. Jetzt will ich die zonale Zellanordnung in der medialen Hemisphärenwand beschreiben.

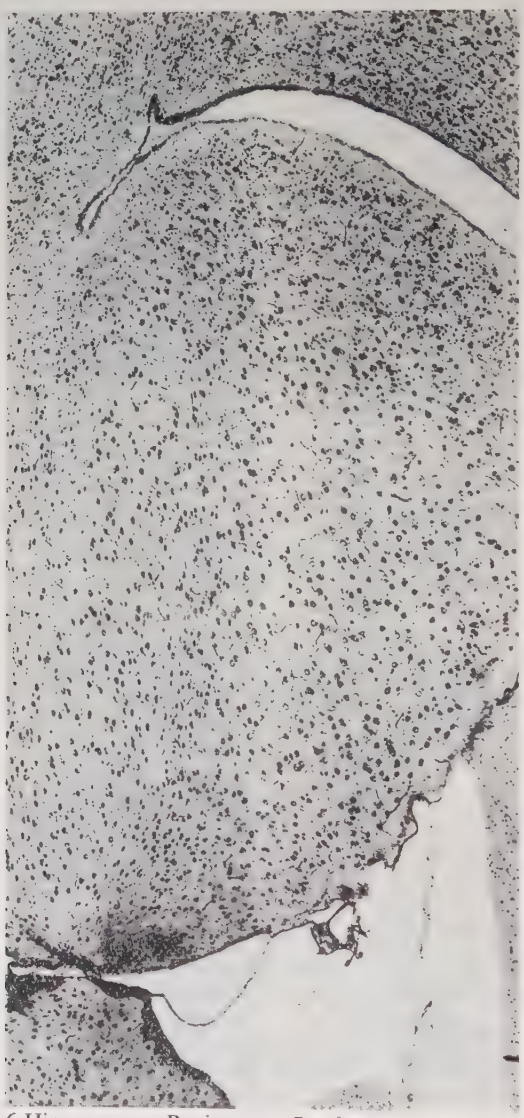

Abb. 6 Hippocampus-Region von *Dendrocopos major* (BuE 236)

Im frontalen Bereich konnte ich in der medialen Hemisphärenwand keine eindeutige Gliederung ausmachen. Auf der Höhe der Commissura anterior sind

alle Zonen des Hippocampus gut zu erkennen, Taf. V, Fig. 24 und 25, sowie Taf. V, Fig. 43 und 44). Das eigentliche Hippocampusgebiet besteht aus grossen stark tigroidhaltigen Zellen. Dazwischen sind hier und da einige kleine runde Zellen eingestreut. Sie sind vom ähnlichen Typ wie jene des periventrikulären Graus.

*Hippocampus-Gliederung beim Wendehals* (Taf. VIII, Fig. 43/WF 35)

Im Hippocampus des Wendehalses konnte ich sechs vertikale Zonen unterscheiden. Ich will die Zonen von lateral nach medial verfolgen:

1. ein schmaler Saum periventrikulären Graus.
2. ein nahezu kernloser Fasersaum.
3. Zone *a:* ein deutlich abgesetzter Zellstreifen mit Neigung zu Zellnesterbildung. Ventral an der Grenze zum Primordium Johnstoni biegt die Zone *a* nach medial um und bildet die Grenze zum Primordium Johnstoni.
4. Zone *b:* Zentrum der Hippocampusregion. Diese Zone ist sehr breit. In ihr liegen die Zellen locker verstreut.
5. Zone *c:* die Zone *c* hebt sich von „b" wesentlich schwächer ab als „a", doch ist medial eine Zellverdichtung zu erkennen. Beim Wendehals ist die Zone *c* stärker abgesetzt als beim Buntspecht. Die Zone *c* bildet dorsal an der Grenze zum Parahippocampus einen Zellhaufen (NF). Die Zellgruppe wurde von CRAIGIE (1935) beim Emu als „crowded cells" beschrieben.
6. Medial wird jedeHemisphärenhälfte von einem Fasersaum begrenzt.

*Parahippocampus beim Wendehals*

Ich erwähnte schon, dass die Grenze zum Parahippocampus nicht gut ausgebildet ist. Doch verläuft etwa von dem Gipfel der Hippocampusvorwölbung in den Ventrikel — ein wenig ventral vom dorsalen Ventrikelhorn — eine nur wenig zellärmere Zone schräg nach medio-dorsal. Oberhalb dieser Grenze scheint der Parahippocampus zu beginnen. Auch die Gliederung des Parahippocampus beschreibe ich von lateral nach medial. Beim Wendehals konnte ich fünf Zonen unterscheiden. Unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante liegt der Nucleus der intercalated cells, der dorsal an das Hyperstriatum accessorium stösst. Darauf folgen gegen medial:

1. ein Streifen ungerichteter Zellen = A. Diese Zone nimmt caudal an Ausdehnung ab.
2. ein nahezu zellfreier Streifen.
3. Zone B: ein Streifen relativ gut von dorsal nach ventral gerichteter Zellen. Diese Formation biegt auf der Höhe der dorsalen Ventrikelkante nach lateral um und läuft auf den Ventrikel zu.

4. Auf „B" folgt wiederum ein nahezu zellfreier Streifen.

5. Medial wird die Hemisphäre im Gebiet des Parahippocampus vom Fasersaum des Tractus septo-mesencephalicus begrenzt, dem lateral einige Zellen angelagert sind.

*Hippocampus-Gliederung beim Buntspecht* (Taf. VIII, Fig. 44/BuD 157)

Beim Buntspecht treffen wir grundsätzlich gleiche Verhältnisse wie beim Wendehals. Von lateral nach medial finden wir:

1. das periventrikuläre Grau.

2. einen sehr schmalen Saum mit Zellen wie im Ventrikelgrau.

3. die Zone *a* mit Zellnesterbildung. Auch beim Buntspecht scheint diese Zone ventral an der Grenze zum Primordium Johnstoni gegen medial umzubiegen.

4. die breite Zone *b* mit grossen gut gefärbten Zellen und einigen zwischengelagerten kleinen runden Zellen.

5. die schmale Zone *c* ist von „b" nicht scharf abgesetzt. Zone *c* bildet dorsal an der Grenze zum Parahippocampus auch beim Buntspecht einen grossen Zellhaufen. Die Zellen der Zone *c* sind etwas dunkler als die von „b". Ausserdem erscheinen sie gerichtet.

6. der Fasersaum ist auf der ventralen Hippocampushälfte gut, auf der dorsalen schwach ausgebildet.

*Parahippocampus-Gliederung beim Buntspecht*

Zone B: Unmittelbar über dem Hippocampus liegt die Zone B, die medial von der medianen Hemisphärenwand und lateral von einer Linie begrenzt wird, die von der dorsalen Ventrikelkante zur medio-dorsalen Hemisphärenkante läuft. Die Zellen der Zone B erscheinen ausgerichtet. Medial liegt „B" ein schmaler Fasersaum mit schwach gefärbten Kernen an.

Zone A: Zwischen der Zone B und dem Nucleus der intercalated cells ist die Zone A eingeschoben. Die Zellen dieser Zone sind kaum ausgerichtet.

Im Gegensatz zum Wendehals finden wir beim Buntspecht keine zellfreien Trennzonen. Die Parahippocampus-Zonierung ist caudal übrigens besser ausgeprägt als auf den vorhergehenden Schnitten, Taf. V, Fig. 28 (BuD 191).

Auf den Sagittalschnitten erkennt man dieselbe Hippocampus-Gliederung der Zellstreifen wie auf den Querschnitten: dem Ventrikel entlang ein relativ dichter dunkel gefärbter Zellsaum mit Neigung zur Zellnesterbildung. Zone *a*. Unter die grossen dunklen Zellen sind kleine runde Zellen gemischt. Darauf folgt der locker aufgebaute Teil *b* des zentralen Hippocampus. Caudal schliesst sich dann das dichtere Zell-Lager *c* an.

Die Gliederung des Hippocampus in drei Zellstreifen wird schon von CRAIGIE (1935) für den Emu beschrieben.

CRAIGIE und DURWARD gliedern übereinstimmend Parahippocampus und Hippocampus von dorsal nach ventral in verschiedene Zonen.

Ich habe an der dorsalen und ventralen Grenze des Hippocampus zwar waagerecht verlaufende Zellstreifen gesehen, doch glaube ich, dass diese Streifen ventral zu „a" und dorsal zu „B" gehören, Taf. VIII, Fig. 43 und 44.

Corticoide oder corticale Differenzierung sah ich in der Hippocampusregion vom Buntspecht und Wendehals nicht. Doch fand ich beim Wendehals eine stärkere Neigung, die Zellen in Lagern anzuordnen als beim Specht. Das zeigt sich in der Zone *a* (Hippocampus) und in der Zone B (Parahippocampus).

Als ich die Querschnittreihe vom Buntspecht BuF prüfte, wurde ich überrascht. Statt der schmalen dichtzelligen Zellsäume am Ventrikel (Zone *a*), an der medianen Wand (Zone *c*) und der breiten Zone *b* mit grossen locker gelagerten Zellen, wie wir es bei den Schnittserien BuD (Taf. VIII, Fig. 44) und BuE gesehen hatten, waren die Proportionen der einzelnen Zonen völlig anders verteilt (Taf. VIII, Fig. 45). Die Zone *a* ist in BuF mächtig ausgebildet. Sie besteht aus einem Gemisch kleiner und grosser Zellen. In Zone *a* herrscht wie bei den anderen Objekten Neigung zur Zellnesterbildung. Auf „a" folgt median die Zone *b*. Doch ist sie hier in BuF im Gegensatz zu BuD sehr schmal und könnte leicht übersehen werden. Der medianen Wand anliegend findet man die Zone *c*. Im dorsalen Bereich von „c" ist ein lockerer Nucleus ausgebildet (NF). Auf Schnitten, die ein wenig weiter caudal liegen, gewinnt die Zone *a* erheblich an Breite. Zone *b* ist gleich unbedeutend wie in BuF 205 und „c" hat etwa gleiche Ausbildung wie vorher. Auf Taf. VIII, Fig. 45, BuE 236 sowie Abb. 6 nimmt die Zone *a* einen erheblichen Teil der Hippocampusbreite ein, doch hat jetzt auch „b" stark an Ausdehnung gewonnen. Zone *c* ist gleich breit wie vorher; sie besteht jetzt aus den dunklen Pyramidenzellen, die ich auch in BuE verfolgen konnte.

Die Grenze zum Para-Hippocampus ist klar erkennbar. Noch weiter caudal wird Zone *a* schmaler. Die Pyramiden der *c*-Zone sind nur noch ganz ventral zu finden, wo auch noch ein kleiner Zipfel vom Primordium Johnstoni zu sehen ist.

Das Gehirn BuF stammt wie erwähnt von einem im Dezember gefangenen Vogel. Sein Alter ist nicht bekannt, beträgt aber mindestens ½ Jahr. Die Spechte BuD (etwa 1 Monat alt) und BuE (etwa 3 Monate alt) sind jedenfalls jünger. Da ich jedoch keine anderen Hirne zum Vergleich habe, kann ich nicht sagen, ob die Abweichungen dem Alter zuzuschreiben oder ob sie jahreszeitlich bedingt sind

c. *Pyramiden-Zellen* (Taf. VIII, Fig. 46)

Am zellulären Aufbau des Hippocampus beim Buntspecht BuE sagittal und bei BuF quer fielen mir kleine stark gefärbte Pyramiden-Zellen auf. In der Querschnitt-Serie BuD konnte ich diesen Zellentyp nicht finden, beim Wendehals nur

auf wenigen Schnitten in einem ganz kleinen Bezirk an der caudalen Wand des Hippocampus.

Sehr nahe der medianen Hemisphärenwand sind diese Zellen noch nicht zu sehen. Auf BuE 111 sind die ersten auszumachen. In Schnitten auf dem Objektträger BuE 99, entspricht etwa Taf. III Fig. 12, fallen sie deutlich auf. Die Pyramidenzellen liegen einmal in der Grenzzone Parahippocampus-Hippocampus und zweitens an der caudalen Hippocampuswand.

Weiter lateral nimmt dieser Zelltyp besonders an der caudalen Hippocampuswand stark zu. Auf Taf. II, Fig. 9 (BuE 79) und Taf. VIII, Fig. 45 ist schliesslich der ganze Hippocampus bis auf das dem Ventrikel anliegende Zell-Lager mit diesen Zellen durchsetzt und auf BuE 74 wird der grösste Teil des Hippocampus fast ausschliesslich von diesen Zellen gebildet.

Gegen lateral werden die Pyramidenzellen von runden Zellen abgelöst. Am caudalen Hippocampusrand jedoch erscheinen sehr schmale, dunkelgefärbte lange Zellen (BuE 39) (ventral beginnt sich auf diesem Niveau der periamygdalare Cortex abzuzeichnen).

Auf BuE 25 nehmen die langen dunklen Zellen nur noch einen Saum der caudalen Hemisphärenwand ein. Es scheint, als gehörten diese Zellen zum selben Zelltyp wie die Corticoid-Schicht, die das Grosshirn umgibt. Jedenfalls setzen sich die Zellen unmittelbar in den Corticoid-Mantel der Hemisphäre fort.

d. *Diskussion des Hippocampus-Problems*

Das Überraschendste bei der Betrachtung der Specht- und Wendehalshemisphären ist zweifellos die mächtig entwickelte Hippocampusformation. Edinger (1903) hob in seinen Arbeiten hervor, dass allein die striatalen Gebiete für die Skulpturierung der Grosshirnoberfläche verantwortlich seien. Auch Stingelin (1958) konnte auf Grund seiner Ergebnisse diese Ansicht vertreten. Bei Piciden hingegen—vor allem bei den Jynginen—sind die archipallialen Bereiche wesentlich an der Formgebung beteiligt. Der Begriff striatal wird bei den angeführten Autoren nicht genetisch verstanden, sondern betrifft die Struktur der Hirnbereiche. Es zählen also sowohl das Hyperstriatum dorsale als auch das Hyperstriatum accessorium, die ja beide genetisch dem Neopallium beim Säuger homolog sind (Kappers, Haefelfinger), zu den striatalen Gebieten. Ich möchte aber auch darauf hinweisen, dass die archipallialen Anteile und der neopalliale Parahippocampus bei den Piciden zum grössten Teil ebenfalls striatal ausgebildet sind. Um Irrtümern vorzubeugen, will ich, wenn die caudomediale Hemisphärenwand gemeint ist, von Hippocampusformation (im weiteren Sinne) sprechen.

Betrachten wir die Arbeiten Craigies (1928–1940), so gewinnt man den Eindruck, gute Ausbildung des corticalen Gebietes sei ein Kennzeichen indexniedriger Formen. Hochevoluierte Formen dagegen zeigten schwach entwickelte

corticale Gebiete. CRAIGIE schreibt, es gäbe bei den Vögeln eine allgemeine Tendenz, die corticalen Regionen und den Cortex (cerebral cortex) zu reduzieren. Doch er weist auch darauf hin, dass keine feste Beziehung zwischen corticaler Differenzierung und Ranghöhe besteht.

Wie wir gesehen haben, muss die Spechthemisphäre als hoch evoluiert betrachtet werden. Bei meinen Untersuchungen über Ontogenese und Verhalten habe ich weitere Merkmale gefunden, die den Piciden und besonders den Spechten (Picinen) einen hohen Rang zuweisen (RUGE, in litt.). Trotzdem finden wir in dieser Familie die relativ grösste bis jetzt bekannte Hippocampusregion. Sie zeigen also ein bisher als ursprünglich angesehenes Merkmal.

Man könnte vermuten, die Spechte stellten eine Entwicklungsrichtung dar, mit der Neigung, die Hippocampusregion besonders stark zu entwickeln. Träfe das zu, müssten wir bei den indexhöchsten Formen die grösste Hippocampusformation erwarten. Gegen eine Sonderentwicklung des Hippocampus spricht aber, dass diese Region beim indexniedrigen Wendehals viel mächtiger entwickelt ist als beim Specht. Innerhalb der Piciden gilt also der Befund von CRAIGIE durchaus. Er gilt auch in Bezug auf die Corticoid-Lager. Allgemein hat der Wendehals stärkere Tendenz zur Ausbildung corticaler Strukturen als die Spechte. Das sah ich im eigentlichen Hippocampus, das stellte ich aber auch für das praepyriforme und das periamygdalare Corticoid-Lager fest (Siehe 5.2, p. 160). Die Hemisphären-Indices von Portmann erfassen das Grosshirn als Einheit. Die Massenverhältnisse der striatalen und corticalen Gebiete kommen in ihnen nicht zum Ausdruck. Innerhalb eines striatalen Gebietes kann sich die Massenzunahme zum Beispiel auf Zellvermehrung, Faser- oder Markscheidenvermehrung beziehen. Darum hat PORTMANN in seinen Arbeiten auch immer wieder gemahnt, man solle die Indices nicht überbewerten. Die Arbeiten von STINGELIN (1956, 1958) und FRITZ (1949) hatten ja das Ziel, den Indexwert aufzugliedern. Wenn uns auch die evolutive Wertigkeit der Hippocampusregion nicht bekannt ist, so zeigen die Spechtartigen doch, dass man die Indices nicht unkritisch anwenden darf. Klammerte man—zum Beispiel—bei dem Hemisphärenindex vom Wendehals die Hippocampusregion aus, fiele der Index für diese Art noch niedriger aus.

Bei den mir bekannten Coracioformes ist der Hippocampus nirgendwo so stark ausgeprägt wie beim Wendehals. Einzig bei den Kolibris (*Trochilidae*) ist der Hippocampus gut ausgebildet. CRAIGIE (1928) schreibt, beim Kolibri sei die mediale Hemisphärenwand überraschend stark. Doch lässt der Hippocampus beim Kolibri keine Gliederung erkennen. Und eine klare Trennung in Hippocampus und Parahippocampus ist nicht möglich. Im Gegensatz zu den Spechten ist der Wulst beim Kolibri schwach entwickelt.

Starke Hippocampusausbildung ist bis heute bei den *Ratitae* (GADOW 1893) einerseits und unter den *Coraciomorphae* in der Gruppe der *Coracioformes*

(GADOW) nachgewiesen. Die Fig. 38-42, Taf. VII sollen einen Eindruck von der Hippocampusausbildung bei Coracioformen geben.

Hirnhistologische Ergebnisse sind für die systematische Ordnung der Vögel kaum angewendet worden. DENNLER (1919) glaubte, auf Grund der äusseren Hirnmorphologie Spechte und Wendehälse trennen zu müssen. Dem stehen meine Untersuchungen entgegen. Danach haben Spechte und Wendehälse den gleichen Hirntyp. (Und ebenso sind sie nach den Verhaltensmerkmalen verwandt). Doch könnte die von der allgemeinen Regel abweichende Ausbildung der Hippocampusformation bei den Piciden ein Hinweis sein, die Abstammung der Spechte noch einmal überprüfen zu müssen. Es wäre denkbar, dass die heutigen Spechte einen hochentwickelten späten Ast von im System der Vögel niedrig organisierten Vorfahren darstellen. Ehe man aber systematische Aussagen macht, sollten andere Vertreter aus der Gruppe der Spechtartigen untersucht werden. Jedenfalls sollte man bei systematischen Aussagen, die auf Befunden am Gehirn basieren, sehr vorsichtig sein.

### 5.2.2. Zur Frage des nucleus intercalatus

Den Nucleus intercalatus hyperstriati will ich als intercalated cells of the Lamina frontalis suprema (HUBER-CROSBY 1929) oder kurz als die „intercalated cells" bezeichnen.

Nach KAPPERS-HUBER-CROSBY stellen die Zellen des nucleus intercalatus und der intercalated nucleus der Lamina superior die Schenkel derselben Zellmasse dar.

Bei Specht und Wendehals bilden die intercalated cells der Lamina suprema ein dichtes Band kleiner Zellen. Die Begrenzung gegen das Hyperstriatum accessorium und das Hyperstriatum dorsale ist nicht scharf. Zellen vom Typ der intercalated cells finden sich auch noch im angrenzenden Gewebe.

Die intercalated cells der Lamina superior liegen weniger dicht als die intercalated cells der Lamina suprema. Im Gegensatz zu den Zellen der Lamina suprema sind sie deutlich nach dem Verlauf der Lamina ausgerichtet.

Die intercalated cells der Lamina suprema sind überall gut zu erkennen. Die Lamina superior hingegen ist frontal und lateral häufig schwer auszumachen oder garnicht ausgebildet.

Die intercalated cells der beiden Laminae haben nicht die gleiche Form. Buntspecht:

Lamina suprema hauptsächlich runde Zellen, und zwar kleine schwach gefärbte (aber grösser als in der L. superior) und grössere stärker gefärbte.

Lamina superior—der Typ der intercalated cells tritt zurück, dafür viele längliche und sehr kleine schwachgefärbte runde Zellen, sehr verschiedenartige Zellformen.

Wendehals:

Intercalated cells und Zellen der L. superior einheitlicher, besonders in der L. suprema.

Ob die beiden zwischengeschalteten Kerne zu einem Komplex gehören, kann ich nicht entscheiden. Der Unterschied der Zellen spricht eher dagegen. Andererseits sieht es am dorsalen Ventrikelhorn so aus, als böge die dorsale Zellmasse nach ventral um und setzte sich in der Lamina superior fort.

Der kleinzellige Zellkomplex dorsal vom dorsalen Ventrikelhorn jedoch, gehört sicher zu den intercalated cells der Lamina suprema—Abb. 7 und 8—(BuE115/WH61) sowie die Figs. 4, 5, 6, 7, Taf. II und Figs. 26, 27, Taf. V.

Abb. 7 und 8
Die Abb. 7 und 8 zeigen im Zentrum den Nucleus der intercalated cells (N.i.c.). Der Nucleus liegt unmittelbar über der dorsalen Ventrikelkante (dVK).

Abb. 7: *Dendrocopos major*

Abb. 8: *Jynx torquilla*

### 5.2.3. Corticale Regionen

Unter Cortex will ich ein klar abgegrenztes Zell-Lager verstehen. Als Cortcoid-Lager bezeichne ich die deutliche Bildung eines Zell-Lagers, bei dem die Grenzen zum umgebenden Gewebe fliessend sind.

Einen echten Cortex habe ich im Grosshirn der von mir untersuchten Vögel nicht feststellen können.

#### a. *Corticoid-Saum*

Auf Sagittal-Schnitten nahe der medianen Hemisphärenwand reicht beim Buntspecht ein schmales Corticoid-Lager vom Bulbus bis auf die Höhe der dorsalen Ventrikelkante (BuE 135—115 entspricht Taf. I, Fig. 3). Auf Schnitten weiter lateral

durch die Hemisphäre (BuE 101, etwa Taf. II, Fig. 5) ist die ganze dorsale Oberfläche von Corticoid bedeckt, doch reichen die typischen Corticoid-Zellen nur vom Bulbus bis auf die Höhe der dorsalen Ventrikelkante. Noch weiter lateral (BuE 37), entsprechend Taf. III, Fig. 13, wird die typische Corticoid-Schicht etwas mächtiger. Auch reicht sie jetzt in klassischer Ausprägung bis an den Hippocampus. Die lateralsten Schnitte sind auf ihrem ganzen Umfang von Corticoid umgeben.

Beim Wendehals bedeckt der Corticoid-Saum das Grosshirn vom Bulbus bis zur medio-caudalen Hemisphärenecke.

b. *Praepyriformes Corticoid-Lager* (=Praepyriformer Cortex anderer Autoren)

Beim Wendehals Taf. II, Fig. 4 (WH 65) ist die Region des praepyriformen Corticoid-Lagers gut sichtbar. Gerade über dem Bulbus hebt sich ein Lager dunkler Zellen gegen das Neostriatum ab.

Bei Spechten konnte ich keine Andeutung eines praepyriformen Corticoids finden.

c. *Periamygdalares Corticoid-Lager* (=Periamygdalarer Cortex anderer Autoren)

Das periamygdalare Corticoid-Lager ist bei Specht und Wendehals gut zu erkennen. Beim Buntspecht Abb. 9 (BuE 53—sagittal) sah ich ein deutlich gegen

Abb. 9 und 10

Periamygdalares Corticoid-Lager

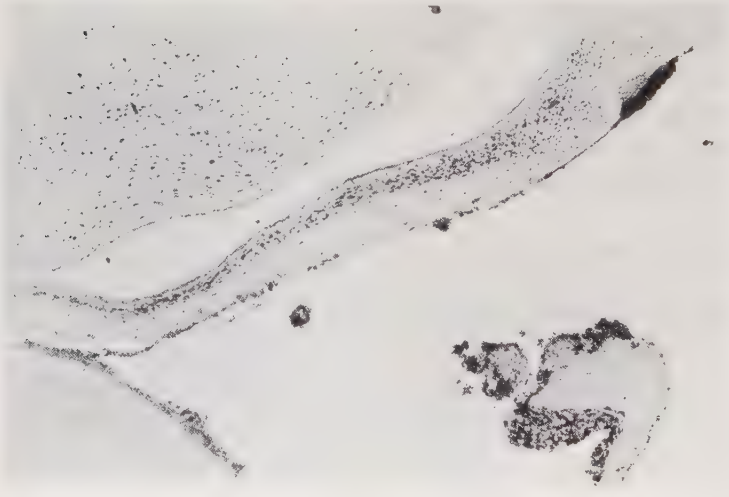

Abb. 9: *Dendrocopos major* (BuE 53)

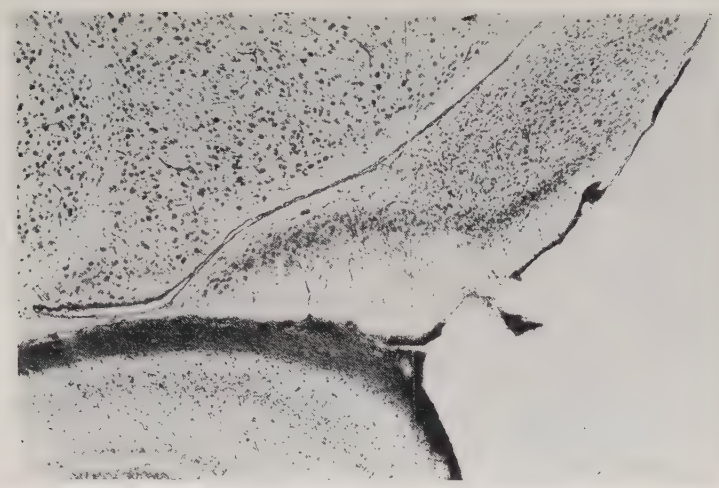

Abb. 10: *Jynx torquilla* (WH 17)

den Ventrikel abgesetztes Zell-Lager aus kleinen Pyramiden-Zellen. Nach caudal schliesst sich eine nahezu zellfreie Zone an. Da beim Buntspecht die caudale Ventrikelwandung auf diesem Niveau sehr schmal ist, fällt das Corticoid-Lager nicht sehr als corticoide Bildung auf. Mächtiger als beim Buntspecht ist das periamygdalare Corticoid-Lager beim Wendehals ausgeprägt. Auf Abb. 10 (WH 17) ist dieses Zell-Lager sehr gut zu sehen. Auf den Sagittalschnitten erkannte ich das Corticoid-Lager besser als im Querschnitt. Wahrscheinlich kann die Ausbildung des periamygdalaren Corticoid-Lagers individuell variieren.

### 5.3 Formwertanalyse

Das Vorderhirn der Vögel ist in seinen Grundzügen weitgehend gleich gebaut. Vor allem die äussere Form wirkt sehr einheitlich. Küenzi (1918) noch schrieb, „das Gehirn der Strausse ist von dem der höchststehenden Vögel, der Papageien und Singvögel, unvergleichlich weniger verschieden als etwa das eines Nagetiers von dem Menschen". Wenn wir das hören, erscheint es uns trotz Edingers (1903) gegenteiliger Meinung einleuchtend, warum—nachdem die Topographie des Vogelgehirns einmal beschrieben war—den Zoologen die systematische histologische und cytoarchitektonische Untersuchung aller Vogelarten nicht sehr reizte.

Eine Gliederung der Hirnbildungstypen nach systematischen Gesichtspunkten wurde zuerst von Bumm vorgenommen.

Küenzi stellt die Vogelfamilien nach Furchungstypen zusammen. Er hat die äussere Morphologie der Hirne untersucht. Doch ergibt das keine Gruppierung,

die der Systematik gerecht wird oder der evolutiven Vorstellung entspricht. Während beim Säuger Furchenbildung als ausgesprochen evolutives Merkmal anzusehen ist (Vergrösserung des Neocortex), entwickelt sich die Vogelhemisphäre grundsätzlich anders. Das Vogelhirn ist striatal ausgebildet, selbst im Hyperstriatum accessorium, das dem Säugerneopallium homolog ist. Und in den corticalen Bereichen (Parahippocampus, Hippocampus) tritt nur in Ausnahmefällen ein laminierter Cortex auf.

Das wenig gefurchte Vogelgrosshirn ist in seiner äusseren Gestalt viel weniger variabel als das Säugerhirn.

STINGELIN (1958) hat als erster die Gesamthemisphäre der Vögel in Bezug auf evolutive Merkmale untersucht.

STINGELIN untersuchte die Cytologie, die Anordnung der striatalen Felder und die äussere Gestaltung der Vogelhemisphäre. Er konnte nachweisen, dass innerhalb des Systems von niedrig organisierten (indexniedrigen) Gruppen zu hochevoluierten (indexhohen) Gruppen bestimmte Merkmale stärker ausgebildet werden. (Massenwertsteigerung, Verlagerung der striatalen Felder und Intensivierung der histologischen Differenzierung sind die Evolutionsweisen in der Vogelhemisphäre.)

STINGELIN postuliert einen Grundtypus der Vogelhemisphäre. Diesen Grundtypus erhält er durch Reduktion der vogeltypischen Merkmale bei einem primären Vogel. Aber dieser Grundtypus ergibt sich auch, wenn man die Reptilienhemisphäre in Richtung Vogeltypus weiterentwickelt. Der Grundtypus ist durch gestreckte Form, kleinen Wulst und grossen Bulbus ausgezeichnet (Abb. 11).

Archaische Merkmale der Vogelhemisphäre sollten beim Grundtyp stärker ausgeprägt sein als bei recenten Vögeln. Dennoch zeigen unsere Spechthirne, besonders aber die Wendehalshirne, eine viel stärker ausgebildete Hippocampusregion als der Grundtyp. Trotzdem können wir diese Hippocampusausbildung nicht als fortschrittliches Merkmal bezeichnen, zumal innerhalb der Piciden der indexniedrigen Form die stärkere Hippocampusausbildung zukommt.

Andere Vogelgruppen zeigen, dass allgemein gute Ausbildung der corticalen Gebiete ein archaisches Merkmal ist (CRAIGIE 1940). Emu und Kiwi beweisen das. Beide gehören archaischen Gruppen an. PYCRAFT (1900) und andere Autoren (MATHEWS und IREDALE, 1921, MATHEWS, 1927) bezeichnen *Dromaeus* (Emu) und *Casuaris* (Kasuar) als die primitivsten lebenden Vögel („the most primitive living birds".) Auch beim Kolibri findet sich ein „überraschend" gut ausgeprägter Hippocampus (CRAIGIE). CRAIGIE hat auf die Ähnlichkeit der Hippocampus-Region der Kolibris mit derjenigen bei Reptilien aufmerksam gemacht. Ebenso zeigen die Segler, die den Kolibris systematisch nahestehen, starke Ausbildung des Hippocampusgebiets (Taf. VII, Fig. 41).

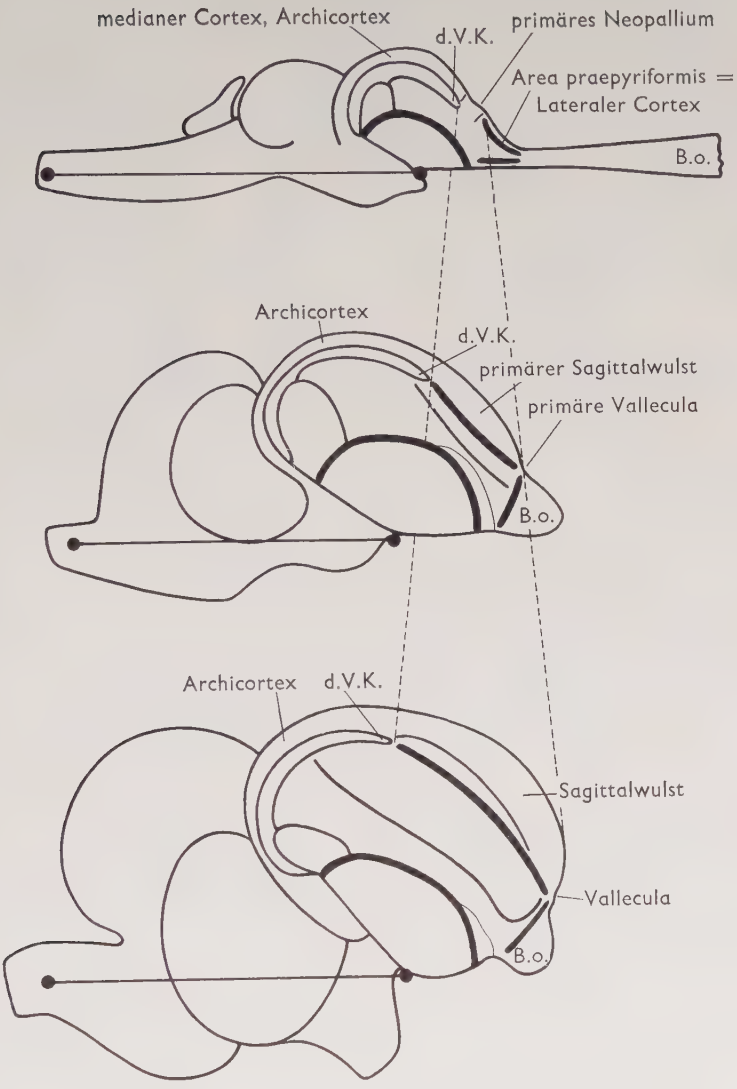


Abb. 11

Aus Stingelin: Vergleichend morphologische Untersuchungen . . . . Basel 1958
Die Abbildung soll die Evolution des Reptils zum Vogel anschaulich machen. Sie zeigt schematisierte Sagittalschnitte von Varan, Grundtyp (Stingelin) und Taube. Der gestrichelte Keil deutet die Massenzunahme des primären Neopalliums bzw. des primären Sagittalwulstes an. Das primäre Neopallium wird beim Vogel zum Wulstgebiet: Hyperstriatum accessorium, Hyperstriatum dorsale. (Man nimmt an, das Hyperstriatum ventrale sei durch Differenzierung des Reptilien-Neostriatums entstanden).

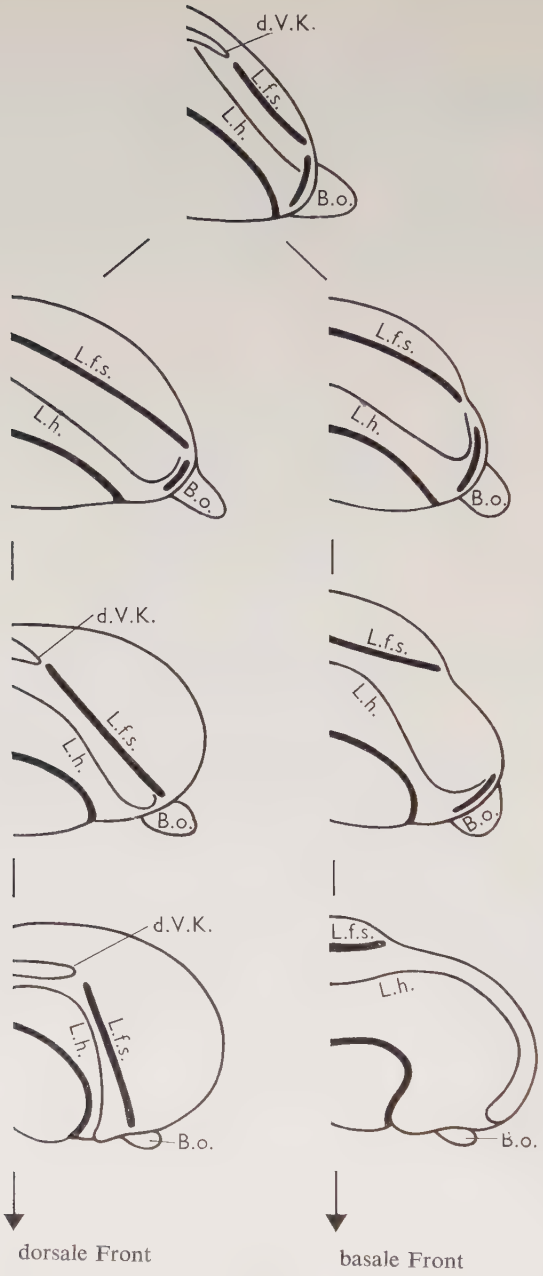


Abb. 12

Aus Stingelin: Vergleichend morphologische Untersuchun-gen . . . . Basel 1958.
Die Abbildung zeigt an Hirnen verschieden hoch evoluierter Vogelarten die Umformung vom Grundtypus zu den beiden hochevoluierten Frontbildungsweisen. Es handelt sich um Sagittalschnitte aus dem mediansten Teil der Hemisphäre. Die Schnitte sollen die topographischen Beziehungen der Hemisphärenfront zeigen: dorsale Frontbildung, basale Frontbildung.

Ist aber starke Hippocampusausbildung ein Kennzeichen archaischer, im Hirnbau den Reptilien genäherter Formen, dann müssten wir den Grundtyp von STINGELIN variieren. Es wäre denkbar, dass die (fossilen) Urvögel doch eine stärker ausgebildete Hippocampusformation zeigten, als es im Grundtyp von STINGELIN dargestellt ist.

Bei fast allen Ordnungen, von denen STINGELIN mehrere—im Hemisphärenindex unterschiedliche—Arten untersuchte, liessen sich diese Arten in einer Folge ordnen.

Diese Reihe führte von grundtypusähnlichen zu grundtypusfernen Gliederungstypen.

Alle evoluierten Arten zeigen die Neigung, ihre Masse in die Front zu verlagern. Dabei unterscheidet STINGELIN zwei Wege, Abb. 12.

A—*Dorsale Frontbildung*

Bei der dorsalen Frontbildung wird die Front vom Wulst gebildet. Das rostrale Wulstende und der Bulbus olfactorius bleiben in Kontakt.

B—*Basale Frontbildung*

Basale Frontbildung liegt dann vor, wenn die Front vom Neostriatum und Hyperstriatum ventrale gebildet wird. Der Wulst wird dabei nach caudal verlagert.

BUMM (1883) beschrieb schon, dass Schwimm- und Klettervögel sich durch basale Frontbildung auszeichneten. Auch SCHAPOSCHNIKOW (1953) versuchte einen Zusammenhang von Sinnesorganisation und Hemisphärenproportion zu finden. Er war der Meinung, dass Nahrungserwerb mit Hilfe des Tastsinnes mit einer Vergrösserung des Frontalpols am Grosshirn verbunden sei.

Die Längsschnitte durch die Hemisphären von *Jynx*, *Dendrocopos* und *Picus* zeigen, wie Neostriatum und Hyperstriatum ventrale sich in die Front drängen. Piciden haben also deutlich basale Frontbildung. Unter den Coraciomorphae (GADOW, 1893) zeichnen sich die *Piciformes* (Piciden) und *Psittaciformes* durch basale Frontbildung aus. Alle anderen Vertreter dieser Gruppe haben dorsale Frontbildung.

Ich will jetzt die primären und evolutiven Merkmale der Hemisphären von Specht und Wendehals herausarbeiten.

Ein archaisches Merkmal, das Specht und Wendehals gemeinsam aufweisen, ist der grosse Bulbus olfactorius in rostraler Lage. Weiter gelten der gut ausgebildete Nucleus basalis und die flache Fissura ventralis als ursprünglich. Beim Wendehals ist der Nucleus basalis verhältnismässig grösser und die Fissura ventralis flacher als beim Specht. Als primitives Merkmal der indexniedrigen Wendehals-Hemisphäre können wir die geringe Grösse und Skulpturierung betrachten. Die Spechthemisphäre dagegen ist stark aufgewölbt. Verglichen mit der Buntspecht-Hemisphäre wirkt das Wendehals-Grosshirn geradezu flach. Auf Sagittalschnitten erscheint das Spechthirn stärker nach vorn ausgebaut.

Den ursprünglichen Eigenschaften stehen evolutive Merkmale gegenüber. Bei Specht und Wendehals ist das Palaeostriatum und das Archistriatum verhältnismässig klein. Der Sagittalwulst ist gut differenziert. Die Lamina hyperstriatica zeigt vor allem beim Specht einen stark gekrümmten Verlauf. Die Area praepyriformis ist reduziert.

Der Wulst reicht beim Specht und Wendehals weit nach caudal und lateral. Wie zu erwarten, ist er beim Specht mächtiger als beim Wendehals.

Die Darstellung von STINGELIN zeigt die Verlagerung und Vergrösserung des Wulstes bei der basalen Frontbildung. Beim Grundtyp liegt der Wulst weit vorn und hat mit dem Bulbus Kontakt. In der Evolutionsreihe wird der Wulst allmählich vergrössert und nach caudal verlagert. Vergleiche ich meine Schnitte mit den Abbildungen von STINGELIN, dürfte der Wulst bei den Spechten eher noch etwas weiter lateral reichen als beim Wellensittich.

Specht und Wendehals haben denselben Hirntyp. Grundsätzlich zeigen sie gleiche Ausprägung des Grosshirns. Aber der Specht ist formintensiver. Er zeigt die evoluiertere Ausbildung der Strukturen, während das Wendehalshirn ursprünglichere Züge trägt. Primäre Merkmale sind beim Wendehals stärker als beim Specht, fortschrittliche Änderungen sind beim Wendehals schwächer ausgebildet. Der hohe Index des Buntspechts—12,35 (nach PORTMANN), Wendehals nur 4,62—hat formal eine Parallele. Sie drückt sich in starker Skulpturierung (und damit verbundener Wulstausbildung) aus. Der Wendehals ist besonders durch die mächtige Ausprägung der archaischen caudalen und medialen Hemisphärenregion ausgezeichnet.

## 6. DAS PICIDEN-GEHIRN AM SCHLÜPFTAG

Die Untersuchungen von HAEFELFINGER (1958) zeigten, dass die striatalen Gebiete schon während der Embryonalzeit ausdifferenziert werden. Der Zeitpunkt der Kerndifferenzierung liegt bei allen von ihm untersuchten Arten zwischen dem 12. und 14. Bruttag. Auch Arten mit sehr langer Brutzeit gliedern ihre Kerngebiete während dieser Periode aus.

Noch andere wichtige Reifungsvorgänge fallen in diese Phase (PORTMANN, 1959).

1. Die Ausbildung der Markscheiden setzt ein.

2. Die Konturfedern sind in endgültiger Lage angelegt.

3. Die Verdauungsorgane haben ihre definitive Schlingenbildung und Gewebedifferenzierung erreicht.

4. Die Funktion des Wolffschen Körpers wird von der endgültigen Niere übernommen.

PORTMANN schliesst daraus, dass nach 11—12 Bruttagen der früheste Zeitpunkt sei, an dem ein Vogelkeim ausserhalb des Eies leben könne. Da meine Spechte schon nach 8½—9 Bruttagen (RUGE, 1964) und die Wendehälse nach 10 Tagen 12 Stunden schlüpften, drängt es sich auf, den Reifegrad des frischgeschlüpften Spechts und Wendehalses zu untersuchen.

*Buntspecht—frischgeschlüpft GB II*

Die Figs. 47, 49, 51, Taf. IX zeigen Querschnitte von rostral nach caudal durch das Gehirn eines frischgeschlüpften Buntspechts. Das Vorderhirn ist noch nicht in alle striatalen Gebiete aufgeteilt. Einzig die Lamina medullaris ist auf der Höhe der Commissura anterior, Fig. 49, schon erkennbar. Sie trennt die Primordien vom Neo-Hyperstriatum von den Primordien des Palaeostriatums und Archistriatums. Der Sulcus superstriaticus ist vor allem in caudalen Bereichen noch stark vertieft. Vom Sulcus superstriaticus führt nach lateral eine dichtzellige Zone. Es ist die Verwachsungszone des dorsalen Ventrikelhorns. Die Zone gibt den späteren Verlauf der Lamina superior an. Doch ist auf diesem Stadium von dieser Lamina noch nichts zu erkennen. Die mediale Hemisphärenwand wird durch die Fissura limitans hippocampi in den dorsalen Bereich, späteres Hippocampusgebiet, und in den ventralen Bereich, späteres Primordium Johnstoni, gegliedert.

Der Ventrikel ist am Schlüpftag noch weit. Besonders caudal nimmt das Ventrikellumen zu; die Fissuren sind gegen den Occipitalpol vertieft.

Den Ventrikel begrenzt eine gut ausgebildete Matrix; darauf folgt eine Zone ausschwärmender Zellen. Allgemein ist die Zell-Lagerung dicht.

Die Commissuren sind ausgebildet, aber noch nicht myelinisiert.

*Wendehals—frischgeschlüpft W I*

Entsprechend der längeren Brutzeit dürfen wir beim Wendehals ein reiferes Hirn erwarten als beim Specht. So reicht beim frisch geschlüpften Wendehals die Lamina medullaris weiter nach vorn (Taf. IX, Fig. 48). Auf der Höhe der Commissura anterior (Fig. 50/WI, 11) hat die Lamina medullaris einen stark gekurvten Verlauf. Ein wenig weiter caudal sind Archistriatum und Palaeostriatum gut abgesetzt, Fig. 52. Deutlich sind im Palaeostriatum neben den kleineren Zellen grössere weniger stark gefärbte Zellen auszumachen. Noch weiter caudal konnte ich keine Kerndifferenzierung feststellen.

Der Ventrikel ist deutlich schmaler als beim frischgeschlüpften Buntspecht. Auch sind am Ventrikel keine tiefen Fissuren zu erkennen. Die Ausbildung der Matrix dürfte beim Specht und Wendehals etwa gleich sein.

Zum Vergleich gebe ich eine Zeichnung, Taf. IX, Fig. 53 vom Gehirn eines Feldsperlings (*Passer montanus* L.) am Schlüpftag (Brutzeit nach Steffen 1962 in

GLUTZ die Brutvögel der Schweiz p. 573/11—13 Tage). Der Querschnitt liegt unmittelbar vor der Commissura anterior. Er entspricht den Figuren 49 und 50 von *Dendrocopos* und *Jynx*.

Beim Sperling sind die striatalen Felder: Wulst, Neostriatum, Hyperstriatum ventrale und Palaeo-Archistriatum gut gegeneinander abgesetzt. Wir erkennen deutlich: Wulst, Hyperstriatum ventrale, Neostriatum und Palaeostriatum. Das Archistriatum ist erst weiter caudal gut ausgebildet.

Das Gehirn des neugeborenen Wendehalses erscheint reifer als das Hirn des frischgeschlüpften Grossen Buntspechts. Doch werden bei beiden Arten die striatalen Gebiete nicht während der Embryonalzeit ausgegliedert. Das zeigt uns, das Vögel schon mit einem Gehirn geboren werden können, dessen Kerngebiete noch nicht ausdifferenziert sind. Dieser Befund mag aber auch die unglaublich kurze Brutzeit (bisher kürzeste belegte Brutzeit: 11—12 Tage für *Zosterops*/ NICE, 1954) beim Specht wahrscheinlicher machen.

Bei den Mammaliern finden wir Parallelen dazu bei den extrem unreif geborenen Marsupialiern. Das Opossum (*Didelphis virginiana*) wird nach einer Tragzeit von 12¾ Tagen geboren (Tragzeit der Ratte etwa 20 Tage). Auch das Gehirn des neugeborenen Opossums ist ausserordentlich wenig differenziert (RIESE, 1945).

Es muss überprüft werden, ob auch bei Vögeln mit extrem verkürzter Brutzeit die Ausbildung der striatalen Felder zwischen dem 11. und 14. Entwicklungstag erfolgt.

## 7. ZUSAMMENFASSUNG

Probleme der Rangordnung wurden in der Zoologischen Anstalt Basel während der letzten Jahre eingehend bearbeitet. Es wurden intracerebrale Indices aufgestellt, um die Hirnausbildung quantitativ zu erfassen. Diese Arbeiten ergaben auffällige Unterschiede der Indices beim Grosshirn innerhalb der Spechtfamilie (*Picidae*) (Hirnsphärenindex für den Wendehals, *Jynx torquilla* L. 4,6, für den Grossen Buntspecht, *Dendrocopos major* L. 12,4, für den Schwarzspecht, *Dryocopus martius* L. 19,4).

In der vorliegenden Studie wird versucht, mit den Methoden der Histologie qualitative Unterschiede im Bau des Vorderhirn herauszuarbeiten. Wendehals und Grosser Buntspecht (kurz Buntspecht genannt) wurden am gründlichsten untersucht.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Verhaltensweisen von *Jynginen* und *Picinen*, eine Abhandlung über deren Ontogenese, sowie eine Arbeit über Ethologie und Brutbiologie vom Wendehals werden gesondert veröffentlicht.

*Äussere Form:*

Beim Vergleich der äusseren Form des Vorderhirns fällt allgemein die stärkere Skulpturierung beim Specht auf, sowohl in dorsaler als auch in ventraler Ansicht. So ist die Fissura ventralis bei Spechten stark vertieft. Dorsal fällt der mächtige Wulst auf.

Das Wendehals-Vorderhirn dagegen wirkt flach, gestreckt, so wie es von niedrig cerebralisierten Vogelformen bekannt ist. Der Wulst beim Wendehals ist schmal. Der grosse Bulbus olfactorius in rostraler Lage ist ein ursprüngliches Merkmal, das Spechten und Wendehälsen gemeinsam ist.

*Histologische Ergebnisse:*

Die histologischen Befunde zeigen, dass Specht und Wendehals grundsätzlich denselben Hirntyp bilden. Auf Längsschnitten ist zu sehen, wie Neostriatum und Hyperstriatum ventrale sich in die Front drängen. *Piciden* haben also eine „basale Frontbildung" (STINGELIN). Das ist unter den *Coraciomorphen* eine Ausnahme, die sonst nur noch den *Psittaciformes* zukommt.

Wenn auch zwischen dem Vorderhirn von Wendehals und Buntspecht keine grundsätzlichen Unterschiede bestehen, so zeigen die Spechte doch jeweils die höher evoluierten Merkmale. Spechte sind formintensiver. Ein gut ausgebildeter Nucleus basalis gilt als primitives Merkmal. Wie zu erwarten, ist der Nucleus basalis beim Wendehals besser entwickelt als bei Spechten. Specht und Wendehals hingegen haben beide ein kleines Palaeostriatum und Neostriatum. Die Lamina hyperstriatica zeigt vor allem beim Specht einen stark gekrümmten Verlauf.

Einen echten Cortex haben weder die untersuchten Spechte noch die Wendehälse. Unter Cortex wird ein klar abgegrenztes Zell-Lager verstanden. Ein Zell-Lager, das zum umgebenden Gewebe nicht scharf abgesetzt ist, bezeichne ich als Corticoid-Lager. Die Specht- und Wendehals-Hemisphären sind zum grössten Teil von einem Corticoid-Saum umgeben. Dieser Saum ist beim Wendehals besser ausgeprägt. Ein praepyriformes Corticoid-Lager fehlt beim Specht, beim Wendehals ist es gut sichtbar. Das periamygdalare Corticoid-Lager war bei beiden auszumachen, beim Wendehals jedoch ist es besser ausgebildet als beim Buntspecht.

Die intercalated cells der Lamina suprema bilden beim Specht und Wendehals ein dichtes Band kleiner Zellen. Die Begrenzung zum Hyperstriatum accessorium und zum Hyperstriatum dorsale ist nicht scharf.

Die intercalated cells der Lamina superior liegen weniger dicht. Sie sind deutlich nach dem Verlauf der Lamina ausgerichtet. Die intercalated cells der beiden Laminae haben nicht die gleiche Form. Das spricht gegen die Ansicht von KAPPERS-HUBER-CROSBY—nach deren Meinung die Zellen zwei Schenkel derselben Zellmasse darstellen. Anderseits sieht es am dorsalen Ventikelhorn so aus, als böge die dorsale Zellmasse nach ventral um und setzte sich in der Lamina

superior fort. Den kleinzelligen Kernkomplex oberhalb der dorsalen Ventrikelkante (bei Spechten und Wendehälsen) habe ich *Nucleus der intercalated cells* genannt.

Mächtig entwickelt sind die caudalen Hemisphärenbereiche. Ich habe sie als die Hippocampusregion bezeichnet. Von dorsal nach ventral ist sie in Parahippocampus, Hippocampus und Primordium Johnstoni gegliedert.

Im Hippocampus bei Buntspecht und Wendehals sind sechs vertikale Zonen zu unterscheiden.

Im Parahippocampus sind beim Wendehals fünf Zonen auszumachen. Von lateral nach medial stellte ich fest:

1. Zone A—ungerichtete Kerne
2. kernloser Streifen
3. Zone B—dorso-ventral gerichtete Kerne
4. kernloser Streifen
5. Tractus septo-mesencephalicus, lateral einige Kerne.

Beim Buntspecht sind die kernlosen Trennzonen im Parahippocampus nicht zu finden.

Hoch evoluierte Formen haben die Tendenz, archipalliale (corticale) Regionen und den Cortex zu reduzieren. Zweifellos sind die Spechtartigen hochevoluiert. Trotzdem ist beim Specht und vor allem beim Wendehals die Hippocampus-Formation wesentlich an der Formgebung der Hemisphäre beteiligt.

Bei den mir bekannten *Coracioformes* ist der Hippocampus nirgendwo so stark ausgeprägt wie beim Wendehals. Einzig bei Kolibris (*Trochilidae*) ist die Hippocampus-Region mächtig.

Ausserordentlich kurz ist die Brutzeit beim Buntspecht (kürzeste Zeit 8½—9 Tage). Das Vorderhirn des frisch geschlüpften Buntspechts ist noch nicht in alle striatalen Gebiete ausgegliedert. Der Ventrikel ist noch weit. Komissuren sind ausgebildet, doch nicht myelenisiert.

Das untersuchte Wendehals-Vorderhirn war entsprechend der längeren Brutzeit beim Schlüpfen reifer als das Buntspecht-Hirn. Die striatalen Felder sind erkennbar; der Wulst allerdings ist noch nicht differenziert. Das Ventrikellumen ist deutlich enger als beim Buntspecht.

Dennler (1919) hatte geglaubt, man müsse den Wendehals auf Grund seines Hirnbaus systematisch von den Spechten trennen. Nach meinen Ergebnissen ist der Bildungstyp des Specht- und Wendehalsgehirns gleich. Doch das Spechthirn ist wesentlich formintensiver als das Gehirn vom Wendehals.

## Summary

The order of rank in birds and mammals is a problem-complex which has been studied at the Zoological Institute in Basel for decades. One of the methods of expressing the level of evolution (elevation) is to mesure the relative size of the brain or of brain parts. These indices, expecially those of the forebrain, are significantly different in the order of Picidae. Indices of forebrain-hemispheres: Wryneck, *Jynx torquilla* L. 4,6; Great Spotted Woodpecker, *Dendrocopos major* L. 12,4; Black Woodpecker, *Dryocopus martius* L. 19,4.

The fact that the forebrain of the Black Woodpecker is 4 times heavier than that of the Wryneck, though the two bird types belong to the same order, is intriguing. The aim of this study then was to get an answer to the question whether the quantitative variability has a parallel in the qualitative or structural one.

*External shape:* The sculpturation of the Woodpecker forebrain is very intensive on the dorsal as well as the ventral side. The Fissura ventralis and the Vallecula are deep.

The hemispheres of the Wryneck, on the contrary, are flat and elongated as in other low cerebralised birds. The wulst is narrow. The big Bulbus olfactorius in rostral position indicates a primitive condition, common in Woodpeckers and Wrynecks.

*Internal structure:* On the other hand histology shows that no basic differences in the architecture can be stated; but differences in proportion of different areas clearly show up in parasagittal sections. In Woodpeckers the Neostriatum and Hyperstriatum ventrale reach far more in rostral direction than they do in the Wryneck (basale Frontbildung).

Basale Frontbildung is an exception in Coraciomorph only realised in one other order: the Psittaciform.

There is no basic difference in the structure between Wryneck and Woodpecker forebrains, but Woodpeckers always show signs of higher evolution. A Nucleus basalis which is well developed is evaluated as a primitive condition. In the Wryneck the Nucleus basalis is better developed than in the Woodpecker. Both Woodpecker and Wryneck have a small Palaeostriatum and Neostriatum. The Lamina hyperstriatica, especially in Woodpecker, shows a strong curved course. Neither Wrynecks nor Woodpeckers investigated have a true cortex; cortex is a strongly limited cell-layer. A cell-layer not strongly limited against the surrounding tissue should be called Corticoid-layer.

The surface of the forebrain hemisphere in Woodpeckers and Wrynecks are almost completely surrounded by a border of Corticoid. This border of Corticoid is well developed in Woodpeckers while in Wrynecks it is hardly visible. The area praepyriformes is missing in Woodpeckers while in the Wryneck it is clearly

differentiated. The periamygdalar Corticoid-layer, however, is differentiated in Woodpecker better than in the Wryneck.

The intercalated cells of the Lamina suprema in Woodpeckers and Wrynecks form a compact zone of small cells.

The limitation of this cell area to Hyperstriatum accessorium and Hyperstriatum is not distinct.

The intercalated cells of Lamina superior are less densely scattered. The cells have their long axis directed in the course of the Lamina. The intercalated cells of Lamina superior and Lamina suprema are of different shape. This does not agree with the opinion of KAPPERS-HUBER-CROSBY. These authors suggest that the cells belong to the same cell-type.

On the other side, at the dorsal ventricular-horn, it appears as if the dorsal cell-mass bends ventrally, continuing in the Lamina superior. The complex of small cells above the dorsal ventriceledge (in Woodpeckers and Wrynecks) I have named *Nucleus of the intercalated cells.*

The caudal parts of the forebrain-hemispheres are well developed (Hippocampus-Region). We can divide it after CRAIGIE from dorsal to ventral into Parahippocampus, Hippocampus and Primordium Johnstoni.

In the Hippocampus of Woodpeckers and Wrynecks six vertical zones can be distinguished; in the Parahippocampus of Wrynecks five zones are to be seen, from lateral to medial:

1. Zone A — undirected nuclei
2. a cell-free zone
3. Zone B — nuclei directed dorso-ventrally
4. cell-free zone
5. Tractus-septo-mesencephalicus

In the Woodpecker the cell-free zones of Parahippocampus can not be distinguished.

Birds of high evolution show a tendency to reduce the archipallial regions and the cortex. Doubtless Woodpeckers are highly evolved. Nevertheless in the Woodpecker and especially in the Wryneck the hippocampus-formation participates essentially in sculpturing the forebrain.

In Coracioforms—as far as is known—the Hippocampus in no case is as large as in the Wryneck. Only in Hummingbirds (*Trochilidae*) is the hippocampus-region especially well developed.

The incubation period in the great spotted Woodpecker is extraordinarily short (shortest time: Dendrocopos major 8½-9 days). In the forebrain of the newly-hatched Great Spotted Woodpecker not all striatal regions are differentiated. The lumen of the ventricle is still large. Commissures are developed but they are not myelinized. In correspondance to the longer incubation period, the forebrain

of the newborn Wryneck was further developed at hatching stage. The striatal regions at this stage are distinguishable. The wulst , however, is not yet differentiated. The lumen of the ventricle is smaller than in *Dendrocopos*.

DENNLER (1919) believed that the forebrain structure of the Wryneck indicated that this bird must be separated systematically from the Woodpeckers. According to my results, Wrynecks and Woodpeckers belong to the same braintype.

## 8. LITERATUR


ARIENS-KAPPERS. 1923. *The ontogenetic development of the corpus striatum in birds and a comparison with mammals and man.* Proc. Acad. Soc. Amsterdam. 26: 135-158.

ARIENS-KAPPERS, HUBER, CROSBY. 1960. *The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man.* Vol. III. New York.

BRANDIS, F. 1896. *Das Kleinhirn der Vögel in seiner Beziehung zur Systematik.* J. f. Orn. 44: 274-304.

BUMM, A. 1883. *Das Grosshirn der Vögel.* Z. f. wiss. Zool. 38: 430-467.

BUSSMANN, J. 1946. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie und des Wachstums des Grossen Buntspechts (Dryobates maior* L.). Orn. Beob. 43: 467-480.

CRAIGIE, and E. HORNE. 1928. *Observations on the brain of the humming bird.* J. Comp. Neur. 45: 377-481.

— 1930. *Studies on the brain of the Kiwi (Apteryx australis).* J. Comp. Neur. 49: 223-357.

— 1932. *The cell structure of the cerebral hemisphere of the humming bird.* J. Comp. Neur. 56: 136-168.

— 1935. *The hippocampal and parahippocampal cortex of the emu (Dromiceus).* J. Comp. Neur. 61: 563-591.

— 1936. *Notes on cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of reptiles and birds.* Trans. Roy. Soc. Canada, V, Biol. Sci. III, 30: 87-113.

— 1947. *The cerebral cortex in Palaeognathine and Neognathine birds.* J. Comp. Neur. 73: 179-234.

DENNLER, G. 1919. *Die hirnanatomisch begründete Sonderstellung des Wendehalses.* Falco, 15: 7-10.

— 1921. *Zur Morphologie des Vorderhirns der Vögel. Der Sagittalwulst.* Folia Neuro-Biologica. 12: 343-362.

DURWARD, A. 1932. *Observations on the cell masses in the cerebral hemisphere of the New Zealand Kiwi (Apteryx australis).* J. Anat. 66: 437-477.

— 1934. *Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (Passer domesticus).* J. Anat. 68: 492-497.

EDINGER, L. und A. WALLENBERG. 1899. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben.* Anat. Anz. 15: 245-271.

— A. WALLENBERG und G. HOLMES. 1903. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.* Abh. Senckenberg, Naturf. Ges. 20: 343-426.

FRITZ, W. 1949. *Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns.* Rev. suisse Zool. 56: 461-491.

FÜRBRINGER, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

GLUTZ v. BLOTZHEIM, U. N. 1962. *Die Brutvögel der Schweiz*, Aarau.

HAEFELFINGER, H. R. 1958. *Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns der Vögel.* Helbing u. Lichtenhahn, Basel.

HEINROTH, O. 1922. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegewicht und Brutdauer.* J. f. Orn. 70: 172-285.

HUBER, G. C. und E. C. CROSBY. 1929. *The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon, with consideration of the telencephalic and certain mesencephalic centers and connections.* J. Comp. Neur. 48: 1-125.

KÄLLEN, B. 1955. *Notes on the mode of formation of brain nuclei during ontogenesis.* C. R. Ass. Anat. XLII Reun.

— 1951. *On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain and some notes on the strio-amygdaloid complex.* Acta Anat. 17: 72-84.

KALISCHER, O. 1905. *Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung.* Abh. kön. Preuss. Akad. Wiss. Abh. IV: 1-105.

KIPP, F. A. 1954. *Evolutionsfragen beim Wendehals (Jynx torquilla).* Vogelwarte. 17: 183-188.

KOCHER, C. 1948. *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus m. melba* L.*).* Rev. suisse Zool. 26: 17-111.

KÜENZI, W. 1918. *Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel.* Rev. suisse Zool. 26: 17-116.

KUHLENBECK, H. 1938. *The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick.* J. Comp. Neur. 69: 273-301.

LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* J. f. Orn. 83: 137-213, 289-413.

MAYR, E. und D. AMADON. 1951. *A classification of recent birds*, American Museum Novitates.

NICE, M. M. 1954. *Incubation periods throughout the ages.* Centaurus. 3: 311-359.

PETERS, J. L. 1948. *A check-list of birds of the world.* Vol. VI. Cambridge.

PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutions-problem.* Acta biotheor. I: 59-90.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49: 169-185.

— 1946/1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux.* I. Alauda. 14: 1-20, II/III, Alauda. 15: 1-15, und 162-171.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem.* Experentia, Suppl. III: 138-154.

— 1957. *Zur Gehirnentwicklung der Säuger und des Menschen in der Postembryonalzeit.* Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 13: 489-497.

— 1959, *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis. 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vjschr. Naturforsch. Ges. Zürich Jg. 104, Festschr. Steiner.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* In: K. Fr. Bauer Med. Grundlagenforschung, Stuttgart.

PORTMANN, A. und E. SUTTER. 1940. *Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 47: 195-202.

RENSCH, B. 1958. *Die Abhängigkeit der Struktur und der Leistung tierischer Gehirne von ihrer Grösse.* Naturw. 45: 145-154.

RIESE, W. 1945. *Structure and function of the brain of the Opossum (Didelphis virginiana) at the time of birth.* J. of Mammalogy 26: 148-153.

ROSE, M. 1914. *Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel.* J. Psych. Neur. 21: 278-352.

RUGE, K. 1964. *Zur Frage der Brutdauer bei Buntspecht und Wendehals.* Orn. Beob. 61: 56-60.

SCHAPOSCHNIKOW, L. K. 1953. *Der Bau des Kopfhirns der Vögel im Zusammenhang mit Besonderheiten der Funktion der Nahrungssuche.* Nachr. Ak. Wiss. UdSSR. 91: 679-682.

SCHIFFERLI, A. 1948. *Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star.* Rev. suisse Zool. 55: 117-212.

SNELL, O. 1891. *Hirngewicht, Körpergewicht, geistige Fähigkeiten.* Arch. Psychiatr. 23.

STEFFEN, J. 1964. *Passer montanus in Glutz : Die Brutvögel der Schweiz,* Aarau: 573-575.

STEPHAN, H. 1960. *Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns.* Z. f. wiss. Zool. 164: 143-172.

STINGELIN, W. 1956. *Studien am Vorderhirn von Waldkauz (Strix aluco* L.*) und Turmfalk (Falco tinnunculus* L.*),* Rev. suisse Zool. 63: 551-660.

— 1958. *Vergleichende morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage.* Helbing und Lichtenhahn, Basel.

SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla* L.*).* Schweiz. Arch. f. Ornith. 1: 481-508.

— 1943. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 75: 1-110.

WETMORE, A. 1951. *A revised classification for the birds of the world.* Smithsonian Miscellaneous Collections. 117: 1-22.

WICKLER, W. 1961. *Über die Stammesgeschichte und den taxonomischen Wert einiger Verhaltensweisen der Vögel.* Z. f. Tierpsych. 18: 320-342.

## ABKÜRZUNGEN

| | |
|---|---|
| A | Archistriatum |
| Bo | Bulbus olfactorius |
| C | Corticoid-Lager |
| Ca | Comissura anterior |
| Cho | Chiasma opticum |
| dvK | dorsale Ventrikelkante |
| E | Ektostriatum |
| FM | Foramen Monroi |
| Gh | Ganglion habenulare |
| Ha | Hyperstriatum accessorium |
| Hd | Hyperstriatum dorsale |
| HF | Hippocampus-Formation |
| Hi | Hippocampus |
| Hv | Hyperstriatum ventrale |
| ic | intercalated cells der Lamina suprema |
| Kz | kernfreie Zone |
| Lh | Lamina hyperstriatica |
| Mh | Mittelhirn |
| Nic | Nucleus der intercalated cells |
| NF | Zellhaufen dorsal vom Hippocampus |
| Pg | periventrikuläres Grau |
| Ph | Primordium hippocampi |
| PJ | Primordium Johnstoni |
| Plch | Plexus chorioideus |
| Py | Pyramidenzellen |
| Ss | Sulcus superstriaticus |
| Tom | Tractus occipitalis-mesencephalicus |
| Tro | Tractus opticus |
| Trom | Tractus opticus marginalis |
| Tshy | Tractus strio-hypothalamicus |
| Tsm | Tractus septo-mesencephalicus |
| V | Ventrikel |

Nur bei Embryonen: Zonen verschiedener Kerndichte

grösste Kerndichte (Matrix): gepunktet

Zone mit relativ grosser Kerndichte: gestrichert

Bei den Tafeln habe ich nach Möglichkeit je ein Wendehalsschnittbild einem Buntspechtschnittbild entsprechender Schnitthöhe gegenübergestellt.

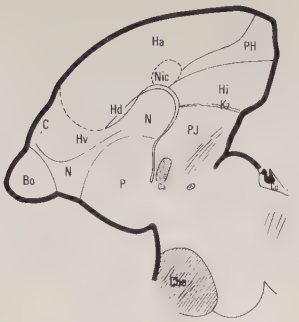


FIG 1

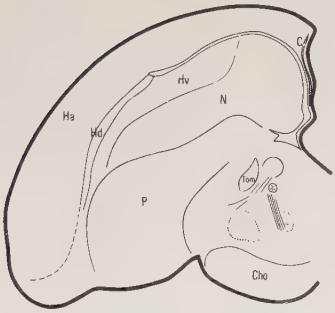


FIG 2

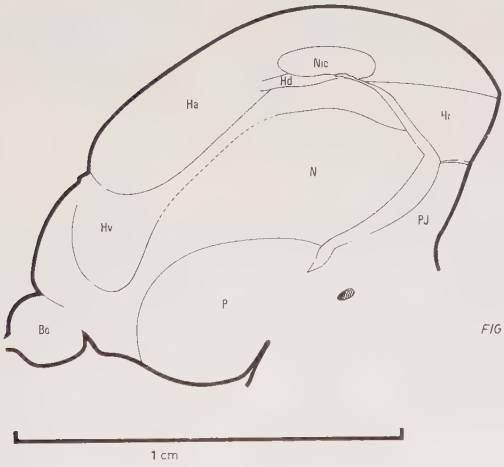


FIG 3

Längsschnitte nahe der Medianen
Fig. 1: *Jynx torquilla*
Fig. 2: *Passer domesticus*
Fig. 3: *Dendrocopos major*

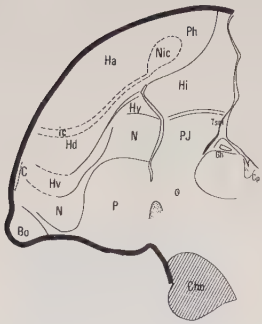


FIG 4

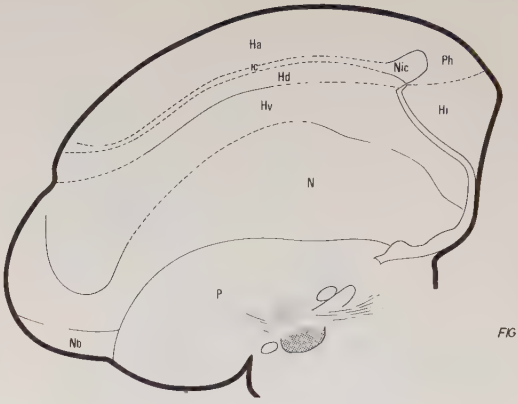


FIG 5

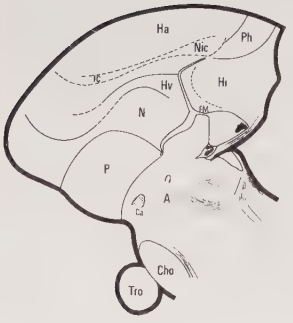


FIG 6

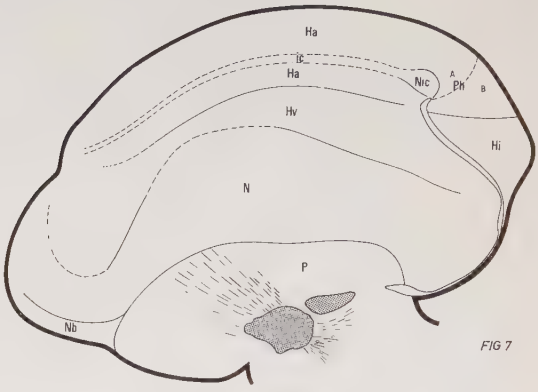


FIG 7

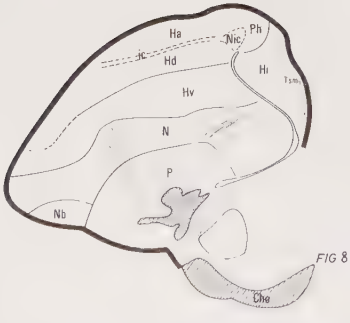


FIG 8

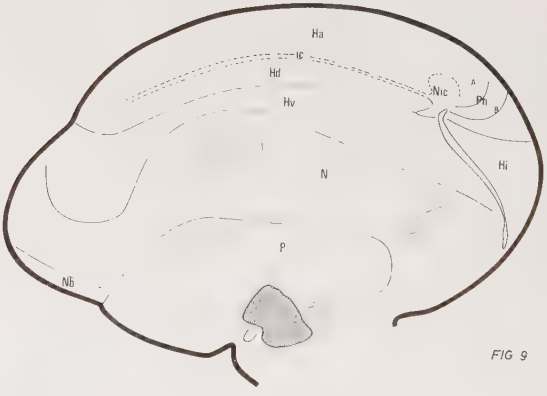


FIG 9

Längsschnitte von median nach lateral
Fig. 4, 6, 8: *Jynx torquilla*
Fig. 5, 7, 9: *Dendrocopos major*

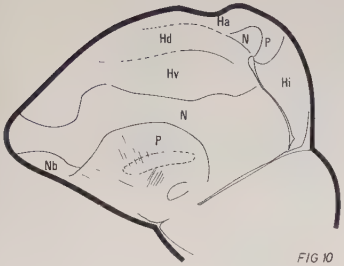


FIG 10

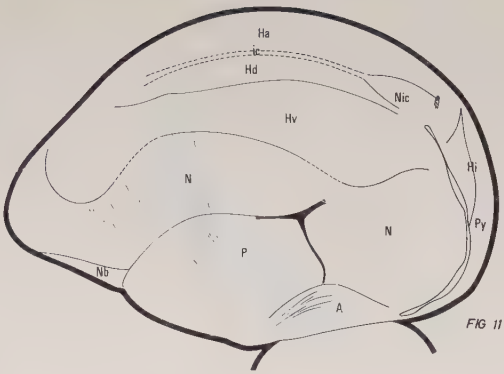


FIG 11

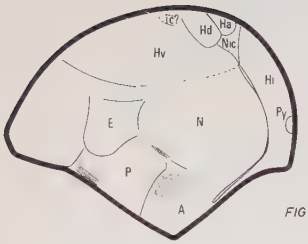


FIG 12

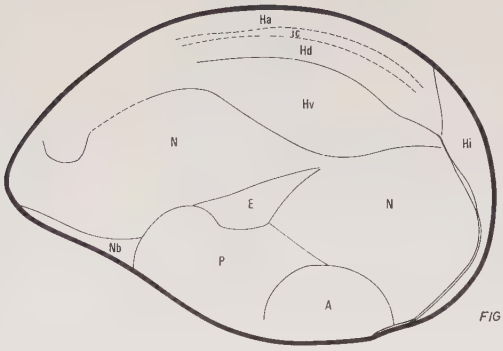


FIG 13

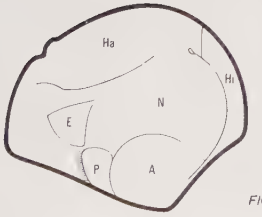


FIG 14

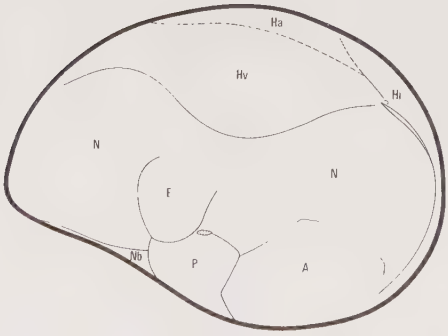


FIG 15

Längsschnitte von median nach lateral

Fig. 10, 12, 14: *Jynx torquilla*
Fig. 11, 13, 15: *Dendrocopos major*

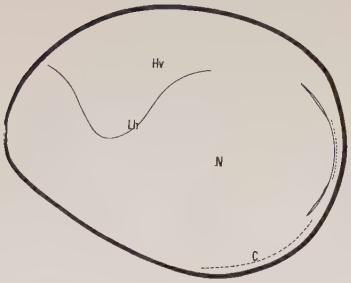


FIG 16

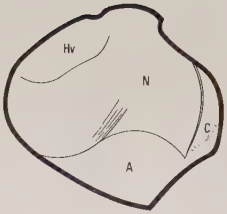


FIG 17

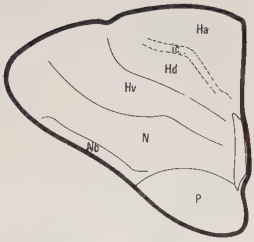


FIG 18

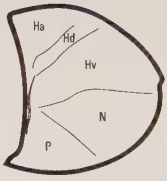


FIG 19

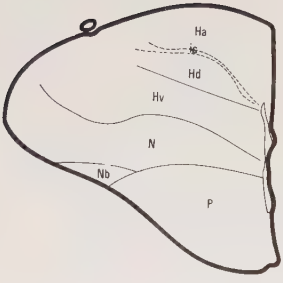


FIG 20

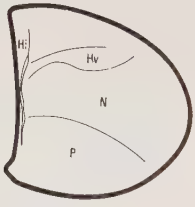


FIG 21

FIG 22

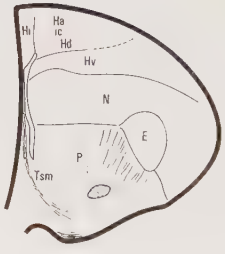


FIG 23

Fig. 16: Längsschnitt *Dendrocopos maior* } weit lateral
Fig. 17: Längsschnitt *Jynx torquilla* }
Fig. 18—23: Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 18, 20, 22: *Dendrocopos major*
Fig. 19, 21, 23: *Jynx torquilla*

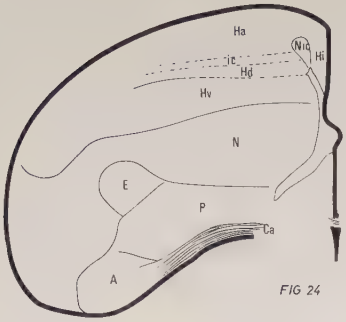


FIG 24

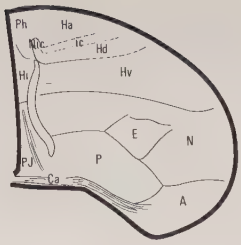


FIG 25

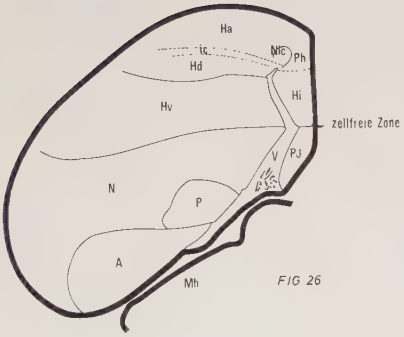


FIG 26

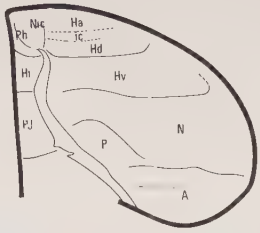


FIG 27

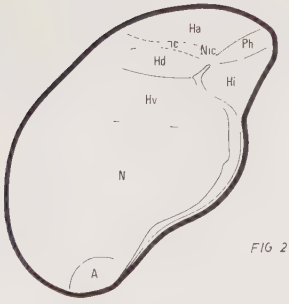


FIG 28

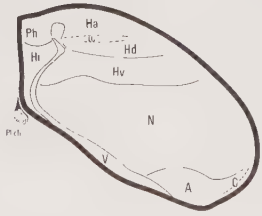


FIG 29

Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 24, 26, 28: *Dendrocopos major*
Fig. 25, 27, 29: *Jynx torquilla*

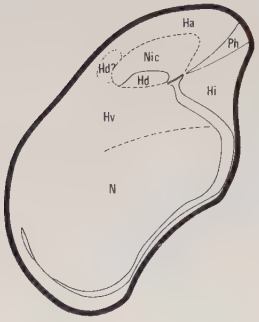


FIG 30

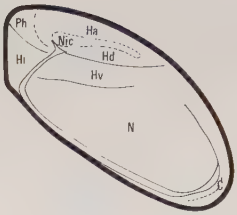


FIG 31

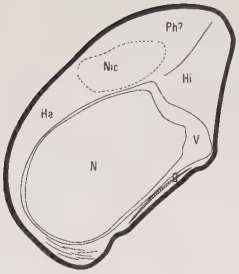


FIG 32

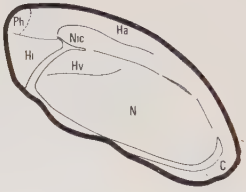


FIG 33

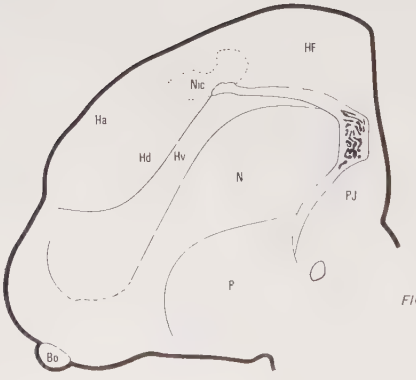


FIG 34

FIG 35

Fig. 30—33: Querschnitte von frontal nach caudal
Fig. 30, 32: *Dendrocopos major*
Fig. 31, 33: *Jynx torquilla*
Fig. 34, 35: Längsschnitte von *Picus canus* nahe der Medianen

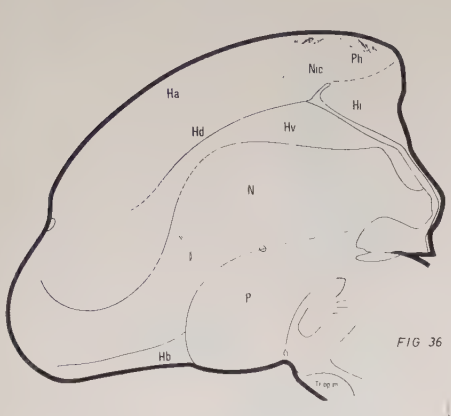


FIG 36

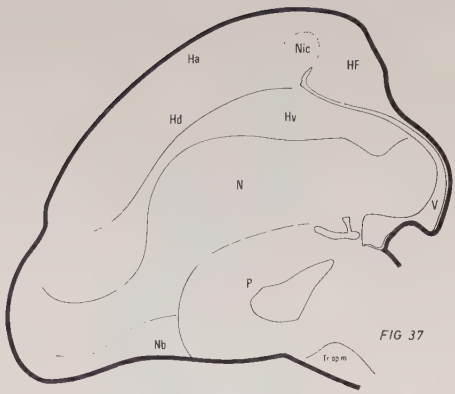


FIG 37

FIG 38

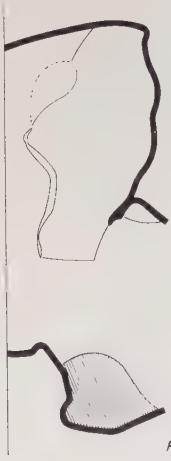

FIG 39

FIG 40

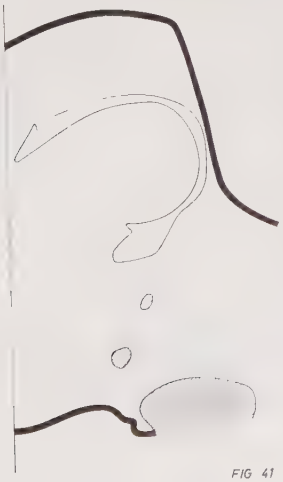

FIG 41

FIG 42

Fig. 36, 37: Längsschnitte von *Picus canus*
Fig. 38—42: Vergleich der caudalen Hemisphärenteile einiger Coracioformes
Fig. 38: *Dendrocopos major*
Fig. 39: *Jynx torquilla*
Fig. 40: *Merops apiaster* (Bienenfresser)
Fig. 41: *Apus apus* (Mauersegler)
Fig. 42: *Cuculus canorus* (Kuckuck)

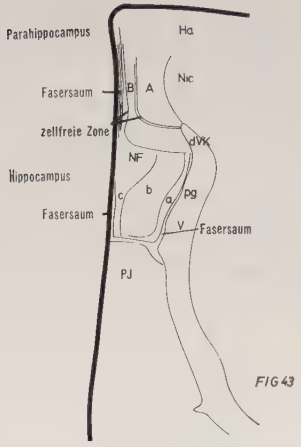


FIG 43

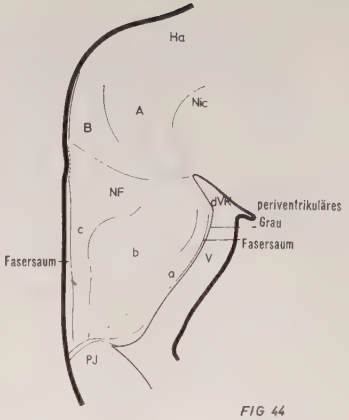


FIG 44

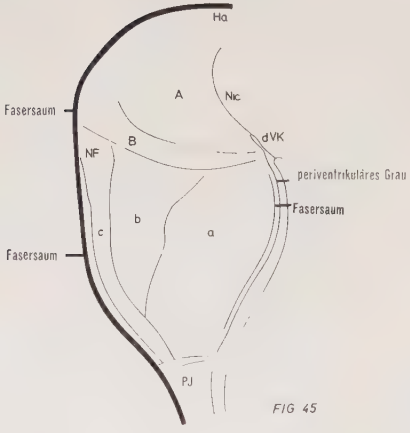


FIG 45

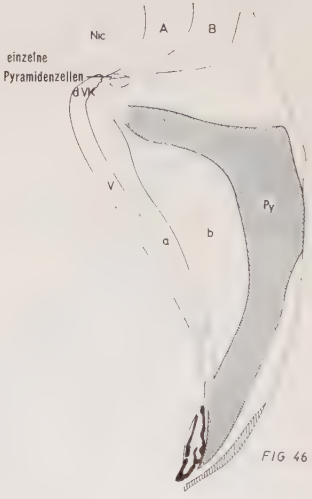


FIG 46

Fig. 43: Schematische Gliederung der Hippocampus-Formation [bei *Jynx torquilla*. Querschnitt auf der Höhe der Comissura anterior.
Fig. 44: Schematische Gliederung der Hippocampus-Formation beim *Dendrocopos major*. Querschnitt auf der Höhe der Comissura anterior.
Fig. 45: Schematische Gliederung der Hippocampus-Region bei *Dendrocopos major* (BuF) Querschnitt auf der Höhe der letzten Tectum opticum-Anschnitte (von rostral gerechnet).
Fig. 46: Schematische Darstellung der Pyramidenzellen-Ausdehnung im Hippocampus von *Dendrocopos major* (Fasersäume vernachlässigt)

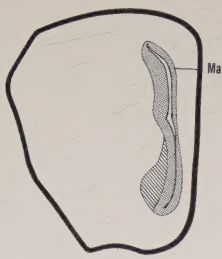


FIG 47

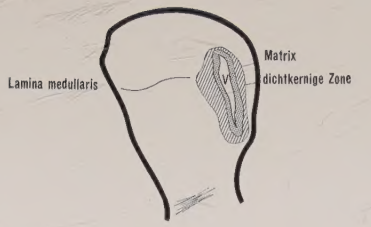


FIG 48

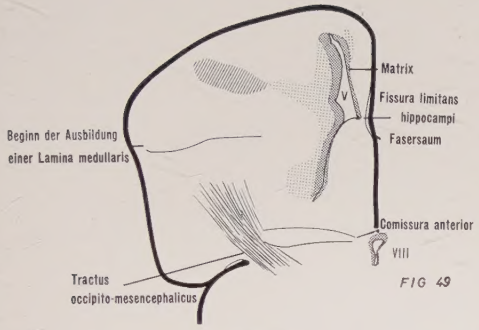


FIG 49

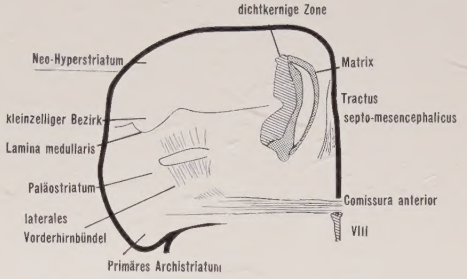


FIG 50

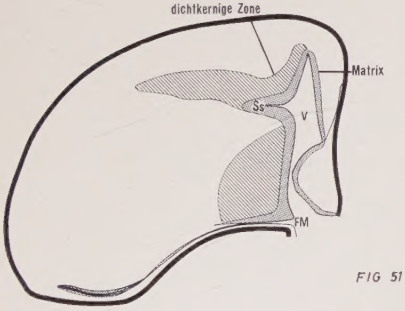


FIG 51

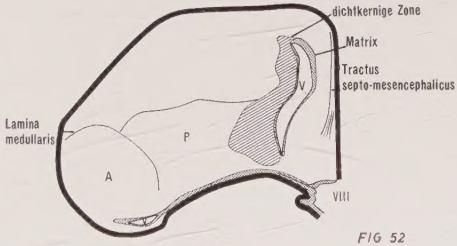


FIG 52

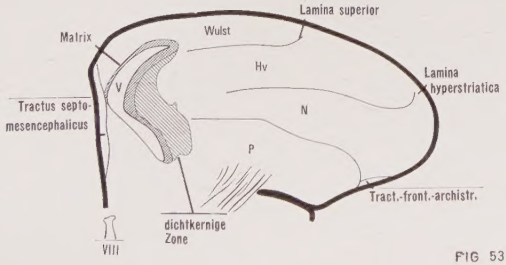


FIG 53

Fig. 47—52: Gehirne am Schlüpftag. Querschnitte von rostral nach caudal
Fig. 47, 49, 51: *Dendrocopos maior*
Fig. 48, 50, 52: *Jynx torquilla*
Fig. 53: *Passer montanus* (Feldsperling) am Schlüpftag. Querschnitt unmittelbar vor der Comissura anterior. Die Grossgliederung der striatalen Gebiete ist abgeschlossen.